VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СОЮЗА ССР

КЛАССИКИ НАУКИ



К. М. БЭР

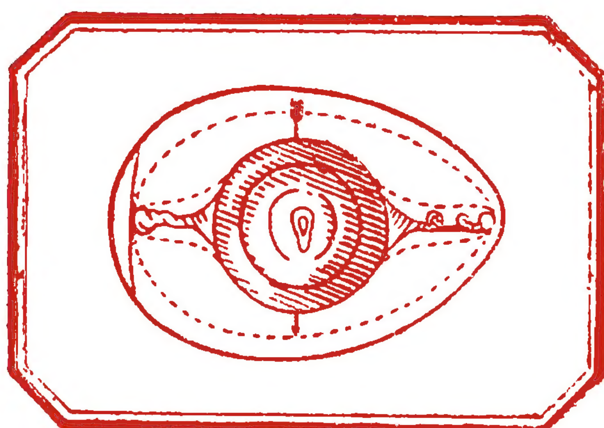
ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ

НАБЛЮДЕНИЯ И РАЗМЫШЛЕНИЯ

ТОМ ПЕРВЫЙ

РЕДАКЦИЯ АКАДЕМИКА
Е. Н. ПАВЛОВСКОГО

КОММЕНТАРИИ ПРОФЕССОРА
Б. Е. РАЙКОВА



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
1950

Под общей редакцией Комиссии Академии Наук СССР
по изданию научно-популярной литературы
и серии «Итоги и проблемы современной науки»
Председатель Комиссии президент Академии Наук СССР
академик *С. И. ВАВИЛОВ*
Зам. председателя член-корреспондент Академии Наук СССР
П. Ф. ЮДИН


ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ
* К.М. БЭР *

Другу моей юности доктору
ХРИСТИАНУ ПАНДЕРУ

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

Итак, мои исследования по истории развития животных выходят в свет. Но прежде чем дать слово этому сочинению, надо рассказать о его собственной истории, о том, что его породило, воспитало и вообще повлияло на него. Но кто подарит своим дружеским вниманием этот рассказ, который затянется, быть может, дольше, чем следует, если автор и сам не знает: появилось ли его произведение слишком рано или слишком поздно? Конечно, лишь ты, друг моей юности, с которым меня так рано соединила наша общая любовь к науке.[1]

Ты имеешь ближайшее право, быть может даже обязанность, быть крестным отцом этого ребенка. Если образование плода есть рост за пределы индивидуума, то предлагаемые исследования могут похвалиться тем, что являются плодом того достопамятного союза, в котором соединились и поседевший в научных исследованиях ветеран, и одушевленный любовью к знаниям юноша, и несравненный художник, чтобы общими усилиями завоевать прочную основу для истории развития животного организма. Ты был глашатаем этого триумвирата.[2] Тебе поэтому я посвящаю то, что мог бы посвятить нашему союзу, незаслуженное счастье по организации которого случайно выпало на мою долю. При нашей встрече в Иене я содействовал твоему приезду в Вюрцбург, чтобы познакомить тебя

с моим хозяином и учителем Дёллингером, в доме которого каждый прибывающий натуралист находил поощрение, поддержку и руководство.[3] Ты остался там дольше, чем предполагал. Тогда наступило то счастливое время (как охотно отдаюсь я воспоминаниям о нем!), когда Дёллингер и Неес фон-Эзенбек, как два полюса, влекли нас к себе в Вюрцбурге и Зиккерсгаузене, не соперничая друг с другом, но привлекая друг друга. Во время одного такого странствования в Зиккерсгаузен, когда мы шли узкой тропой, ведущей от дороги из Китцингена на Майнбернгейм к Зиккерсгаузену, Дёллингер высказал мне пожелание, чтобы какой-нибудь молодой натуралист под его руководством занялся бы исследованием развития цыпленка, и прибавил, что по его убеждению это даст важные результаты. Предположение это заинтересовало меня необыкновенно, но мое пребывание в Вюрцбурге не могло быть продолжительным, да и в другом отношении такое предприятие превышало мои средства. К большому счастью для науки поблизости находился ты и охотно ухватился за эту мысль, которая в Зиккерсгаузене превратилась в определенный план. Так начались эти твои исследования, при самом начале которых я мог еще присутствовать, и увез с собой большой интерес к ним.[4] Прибыв в Кёнигсберг на новую должность, я вначале не имел времени для этого предмета. Однако, когда в 1818 г. я получил твою диссертацию, во мне пробудилось желание, чтобы не названный вначале по имени друг твой также внес свою лепту в дело изучения истории развития.[5] Это желание стало еще живее, когда прибыли твои «Beiträge».[6] Они уяснили мне вопрос, однако твоя система складок мне вовсе не понравилась,[7] а твое представление об общем образовании амниона мне показалось сомнительным. Так и вышло, что в 1819 г. я приступил к началу моих собственных наблюдений, которые были направлены только к уяснению твоих исследований. Правда, образование амниона я нашел таким, как ты его представлял, однако я думал, что складкообразование можно понять как отшнуровывание. На следующее лето

я начал новый ряд исследований. Только теперь мне стало впервые понятно, что та тень, которую отбрасывает внутренняя поверхность твоих первичных складок, и косое направление, в котором эти возвышения переходят наружу на поверхность зародышевой оболочки, почему этот переход трудно распознается, привели тебя к представлению, будто бы зачатки позвоночника лежат снаружи, около первичных складок, тогда как они все же лежат внутри. К этим наблюдениям примкнули все мои дальнейшие исследования, и подобно лучу света проникло мне в душу представление о том, как в эмбрионе постепенно развивается тип строения позвоночных.

У меня уже раньше сложилось представление о различных типах строения животных, о чем я напечатал очерк в V томе трудов Леопольдовской академии. Уже зимой 1816 и 1817 гг. Гартман, Фовелин и другие наши друзья в Берлине подверглись испытанию выслушать 4—5 моих лекций по этому предмету.* Это были те же самые взгляды, которые я намеревался

* Следовательно, до появления сочинения Кювье «Régne Animal». Я позволяю себе отметить это незначительное обстоятельство в свое оправдание, поскольку лежащие в основе этой книги воззрения на родственные отношения животных я считаю своими, если только можно назвать своим то, что является плодом эпохи. Принятое Кювье деление животного царства на четыре большие группы, ставшее столь бесконечно плодотворным для познания строения животных, было подготовлено многими открытиями, среди которых его собственные занимают первое место. Это видно уже из того, что предложенная Рудольфи [8] новая классификация животных в его «Beitrage zur Anthropologie und allgemeinen Naturgeschichte» по существу есть то же самое. Но и этот отличный труд, который вместе с бессмертным трудом Кювье придал моим взглядам больше прочности и ясности, мне еще не был тогда знаком. Я помнил лишь о том впечатлении, которое произвело на меня приведенное Океном доказательство существования черепных позвонков, и сравнение этого факта с тем, что я сам наблюдал у низших животных. Пусть это оправдает мой интерес к вопросу о родстве животных, эти мои воззрения постоянно вновь подкреплялись моими наблюдениями в области истории развития. Рудольфи и Кювье имели целью дать основу для систематического разделения жи-

развить в 1819 г. в том сочинении, первые четыре листа которого я тебе дал.[9] Больше из этой работы ничего не было напечатано, так как быть своим собственным издателем было для меня затруднительно, и я решил применить nonum prematur in annum. После этих предварительных исследований мне стало теперь ясно, как от срединной линии твои первичные складки, которые я впоследствии привык называть спинными пластинками, простираются наверх, а брюшные пластинки — вниз, чтобы образовать анимальную часть позвоночного животного, и как в пластической части выступает тип моллюсков. Так исследования по истории развития становились для меня все привлекательнее, так как они повсюду сливались с прочими моими воззрениями на животную организацию и, казалось, тем взаимно подтверждали свою истинность. Теперь, когда ход развития оказался столь простым, найдут, разумеется, что все это и так само собою ясно и вряд ли нуждается в подтверждении путем исследования. Но история колумбова яйца повторяется ежедневно, и все дело лишь в том, чтобы поставить его стоймя. Как медленно продвигается познание того, что само собой разумеется, особенно если этому противостоят уважаемые авторитеты, — в этом я достаточно убедился на своем личном опыте. Хотя я еще в 1820 г. понял, что тип позвоночных господствует над всей историей развития позвоночных, и летом 1821, 1822 и 1823 гг. продолжал свои исследования, причем в 1821 г. прочел на эту тему в здешнем физико-медицинском обществе ряд лекций с демонстрациями, но все же я принял ту темную полоску, которая рано обнаруживается на срединной поверхности, не за то, что она есть в действи-

---

вотных. В чем я полагаю нужным от них отступить, я оговорил в седьмом разделе моих «Beiträge» в указанном томе «Nova Acta Acad. Nat. Curios». Вообще, я прошу рассматривать эту статью, а также мои заметки о наружном и внутреннем скелете в «Meckels Archiv» (1826) как одно органическое целое с настоящей книгой. Они исходят из одного источника и являются лишь побегами от одного и того же ствола.

тельности, потому что ты, мой друг, счел ее за спинной мозг. [10] Я не разобрался в ней, хотя я всегда признавал, что связь между более поздней формой спинного мозга и этой темной нитью мне оставалась непонятной. Вообще, опыт научил меня, что ход развития так прост и так равномерен, что после того как его уяснишь для какой-либо части, просто непостижимо, как он оставался незамеченным раньше. Всегда оказывается, что из всех способов, какие только можно придумать, природа следует наиболее простому и ближайшему. Не без удовольствия вспоминаю я теперь о тех длительных затруднениях, которые причинила мне история развития печени. Ее первое появление очень трудно обнаружить и легко не узнать, ибо ее первичный вид внешне совершенно не похож на печень. Теперь, после того как я, двигаясь назад, полностью установил способ ее образования, я не могу более понять, как я допускал мысленно другие возможности. Не иначе и с дыхательным аппаратом. Его возникновение, которое долго было загадкой для меня, является весьма простым. Но наша фантазия так легко шагает через простые пути природы!

Мне надо, однако, сообщить еще кое-что из области истории вопроса. Мои исследования продолжались до 1828 г. и уже дали мне те основные результаты, исходя из которых можно было рассматривать и все остальное. Я преимущественно стремился ориентироваться в явлениях раннего развития, и так как я носился с мыслью когда-нибуь дать подробное описание его, то прежде всего старался вполне изучить трудные первые дни развития. Затем в моей работе последовал долгий пробел, причем организация зоологического музея вынуждала меня ближе заниматься описательной зоологией; отвлекали меня также отдельные анатомические работы. [11]

Возобновлением прерванных работ я обязан дружественным советам нашего первого учителя анатомии и физиологии, пробудившего в нас любовь к этим предметам, моего тепереш-

него коллеги — Бурдаха. [12] Он набросал обширный план разработки физиологии и начал его реализацию, причем любезно пригласил меня к обработке истории развития цыпленка для этой физиологии. Хотя для меня было лестно представить краткое изложение моих прежних исследований в таком солидном труде, все же моему желанию еще больше соответствовало бы сообщить о развитии цыпленка только в течение первых пяти дней, так как лишь в этом периоде, как мне казалось, я был ориентирован с известной полнотой. Мне хотелось при изложении истории развития избежать, насколько это возможно, неверностей. Однако я дал себя убедить взяться за эту работу, причем думал сохранить за собой право рассматривать мои данные как opusculum in opere и позволить себе ввести в изложение не только отдельные добытые мною факты, но и ближайшие общие результаты, к которым я пришел еще в 1821 г.

Так возникло настоящее сочинение, после того, как в 1826 и 1827 гг. я еще раз изучил ранние периоды развития и ориентировался в позднем, насколько мне позволяло время. Работу я передавал моему коллеге по частям — по мере того, как она писалась, — начиная с конца августа 1827 г. В конце сентября, когда эта передача дошла до конца § 7 (согласно нумерации настоящей книги), выяснилось, что мы с Бурдахом недостаточно ясно договорились. Он пожелал вынести в другие места или вовсе опустить некоторые мои замечания более общего характера и, строго говоря, к изложению не относящиеся. Я не мог согласиться на такой перенос, так как не знал, что из этого выйдет, но охотно согласился на купюры, однако надеялся на сохранение уже написанного мною (§ 8 этой книги), так как большинство замечаний, общего характера, было лишь подготовкой к этому параграфу.

Однако позднее, после сдачи всего материала до § 14, я обнаружил, что по недоразумению некоторые мои замечания были все же перенесены в другие места основной работы.

В предназначенной для печати копии моего манускрипта, в целях большего приспособления к целому, были сделаны некоторые переделки; хотя они и не были существенными, но все же еще более оживили во мне желание напечатать мое сочинение в его первоначальной форме со всеми его недостатками, так как я не знал объема сделанных изменений, тем более, что я предполагал вслед за этим предварительным эскизом выпустить расширенную историю развития цыпленка с многочисленными рисунками.[13]

При новом просмотре рукописи я изменил лишь некоторые неудачные выражения, ввел оглавление отдельных разделов для большего удобства читателя и несколько незначительных примечаний, помещенных под текстом. Даже то, что я сказал об образовании вольфовых тел, осталось в первоначальном виде, хотя при редактировании рукописи я был в весьма большом сомнении по поводу этого места под влиянием описания Ратке (ср. Neueste Schriften d. naturforschenden Gesellschaft in Danzig, Bd. 1, H. 4). Теперь, как я узнал, сам Ратке изменил свое прежнее воззрение. И хотя я не знаю ближе его теперешний взгляд, но в настоящее время я не стал бы сомневаться в том, что вольфовы тела не что иное как преходящие почки, подобные постоянным почкам рыб. Во всяком случае меня радует, что мне удалось отстоять мнение, что они происходят из кровеносного сосуда. Я надеюсь, что это мнение сохранится в науке.

Быть может, мне бы следовало все переработать, чтобы оживить сухой рассказ путем введения обращений к физиологическим вопросам. Но это было бы уже новым произведением, чего я не имел в виду и что отрезало бы мне возможность в дальнейшем более полной обработки предмета. Через три четверти года иные вопросы становятся яснее, особенно выступила необходимость дать более соответствующие названия, поскольку принятые мною были применены только в данной работе. Но я в этом отношении сделал только одно изменение. Я ввел название «зародышевая оболочка» (Keimhaut) для той коже-

подобной части, которая простирается во все стороны от эмбриона, а для более раннего периода, когда эмбрион еще не отличим от охватывающей зародышевой оболочки, и обе части образуют одно неразличимое целое, я ввел слово «зародыш» (Keim), которое казалось мне по сути дела и по языку наиболее подходящим. Термин «зародышевой листок» (Keimblatt), который ты употребляешь наряду со словом «зародышевая оболочка» (Keimhaut), имеет то неудобство, что в этом листке снова можно различить листки, а у некоторых животных зачаток уже при появлении имеет мешкообразный вид.[14] Названия «спинная и брюшная пластинки» (Rückenplatten и Bauchplatten) я должен был бы, пожалуй, изменить после одного улучшения, о котором я узнал позже. Бурдах называет их спинальными и висцеральными пластинками. Несомненно, что первые образуют у позвоночных животных верхнюю половину тела, которая содержит позвоночник, а последние — нижнюю половину, которая содержит образовательные органы. Однако это преимущество я не считал вполне бесспорным, так как термин «medulla spinalis», от которого выведено первое название, в свою очередь взят, и притом морфологически неправильно, от слова «spina» — ствол позвоночника. Этот ствол имеет, однако, отношение как к верхней, так и к нижней половине тела позвоночных. Во-вторых, обе пластинки, из которых образуются членистые животные, при такой терминологии надо было бы назвать висцеральными пластинками. Но ведь животные не состоят из одного только живота. Кроме того, данное название я уже применял в своих печатных работах. Пусть же это название сохранится и здесь, поскольку верхняя и нижняя поверхности тела животных не только в обыденной речи, но и в зоологической науке называются спинной и брюшной сторонами (venter, gastreum). У членистых животных для обеих плоскостей тела не имеется особой пары пластинок; поэтому самым подходящим будет назвать простую пару боковыми пластинками, особенно потому, что центральная линия этих пластинок имеет скорее значение

центральной линии брюшных пластинок позвоночных, а замыкающая линия — значение замыкающей линии для спинных пластинок позвоночных (на что я указываю в 4 короллярии к схолию V); однако полного соответствия здесь нет. В этом я нахожу самую основу процесса развития, который у позвоночных животных начинается с образования первичной полоски — основы всех центральных линий, тогда как у членистых животных процесс развивается на той поверхности, которая потом будет нижней.

Те же причины, которые побудили меня сохранить термин «спинная пластинка», заставили меня, однако, считать название «спинная струна» неподходящим, так как эта часть лежит посредине между спинной и брюшной сторонами. Я назвал ее во втором разделе этой книги позвоночной или спинальной струной, однако не мог внести соответствующие изменения в уже отпечатанную часть книги. Но изменение это так просто, что из-за него не приходится опасаться недоразумений.

Это подробное сообщение о первом появлении настоящего небольшого сочинения, я, как мне кажется, сделал больше для себя, чем для читателей, чтобы оправдать его новое издание. Мой рассказ об истории развития цыпленка если не краток, то все же в согласии с его первоначальным назначением изложен сжато и ограничен лишь тем, что относится к описанию явлений без подробного обзора трудов моих предшественников. В некоторых местах, где мне нехватало собственных наблюдений и где я все же не хотел обойти важных вопросов — как степень утери веса, дальнейшее развитие воздушных мешков из примыкающих к легким пузырей, — я назвал использованных мною авторов. Все прочее я прошу рассматривать как изложение моих собственных исследований. Таким образом, то спорное, что я привожу относительно образования крови, не следует рассматривать как возражение против твоего взгляда или взгляда Вольфа, но должно только точно передать, что я сам сделал в этом направлении. Обнаружить первое движение крови в непрозрачной части зародышевой оболочки

кажется мне задачей весьма трудной, и я счел нелишним обратить на это внимание, так как в настоящее время в любой диссертации дело изображается так, что, вскрыв пару дюжин яиц, каждый может его наблюдать. У меня нет намерения отрицать, что К. Фр. Вольфу и тебе действительно удалось обнаружить это первое движение, после того, как вы длительно обратили свое внимание на этот предмет. Также я вполне уверен, что сосудистая стенка образуется лишь благодаря движению крови; но между отсутствием ясно выраженной сосудистой стенки и движением крови без предварительно образованного пути имеется еще много промежуточных ступеней; вероятно, на зародышах хладнокровных животных, которые долго живут под микроскопом, это еще будет обнаружено. На цыпленке это первое движение едва ли можно заметить в одном случае из тысячи, а, быть может, этого никогда не удастся. Подробный разбор этого вопроса завел бы меня слишком далеко.

Число вскрытых мною яиц, как и при исследованиях в Вюрцбурге, достигает двух тысяч. Но ты прекрасно понимаешь, что такие числа сами по себе еще не обеспечивают успеха; важнее — получить эмбрионы в наиболее поучительных стадиях, а когда они имеются, то использовать их должным образом; но прежде всего дело сводится к отчетливому пониманию того, что ищешь. Благоговение перед миниатюрностью частей, чему удивлялись в старину, нас более не удовлетворяет. Как и из чего они развиваются — вот что мы должны исследовать, проследив их образование в обратном порядке и изучив для этой цели большое число зародышей.

Дать полную серию рисунков было бы для меня в настоящее время невозможно. Отчасти потому, что я являюсь еще неопытным рисовальщиком, отчасти же потому, что гравюры, выполненные без непосредственного наблюдения автора, редко бывают удовлетворительными, а изготовить значительное число таковых в Кёнигсберге невозможно, не говоря уже о их стоимости. Схематические рисунки, которые сопровождают эту часть, гравировались у меня на глазах, и ко второй части

я приложу таблицу рисунков с изображением некоторых важных моментов истории развития. Эту таблицу я хочу заказать на стороне, чтобы испытать, какая степень точности может быть таким путем достигнута.

Сколько я ни старался соединить в рисунках на первых двух таблицах возможную точность с ясной понятностью, и с этой целью на протяжении семи лет несколько раз перерисовывал эти рисунки, все же я нахожу, что обе эти задачи не вполне соединимы. Там, где они сталкивались, я отдавал предпочтение ясности, и действительно, надеюсь, что рассмотрение этих рисунков в последовательном порядке даст возможность зрителю живо представить самое существенное в истории развития — образование эмбриона из листообразной части яйца. Вместе с тем было необходимо избежать явных неточностей. Так, рисунки V и VI, которые являются продольными разрезами через срединную плоскость животного, не должны были изображать сердце таким длинным, каким оно в ту пору, действительно, бывает со своими выступами, но показать лишь длину его средней части. Таким же образом на поперечных разрезах более позднего периода высота кожных частей брюшной стенки может показаться менее значительной, чем это явствует по описанию в тексте. При этом надо помнить, что все эти разрезы для показа постепенного преобразования кишечника относятся к той части брюшной полости, которая замыкается под конец. Прочее поясняют объяснения к рисункам, уже сданные мною в печать. Напомню лишь, что все промежуточные звенья не могли быть нарисованы, и именно по этой причине та или иная фигура служит для пояснения образований, которые развивались уже в течение нескольких часов.

По поводу рисунков к истории развития я имею еще заметить, что я изображаю эмбрион всегда в горизонтальном положении, а не так, как обычно определяют пространственные отношения органических тел по сравнению с телом человека. Следовательно, я называю брюшную поверхность — нижней, а головной конец — передним.

Вот и все, что относится к первому отделу книги! Чтобы привлечь читателя и покупателя, я присоединю к первому отделу еще второй, в котором под названием «схолиев» и «короллариев» приведены некоторые общие соображения. Соблюдая чистоту немецкого языка, можно было бы назвать их заключительными положениями и дополнениями. Это — изложение моей научной веры в области истории развития животных, как она у меня сложилась в настоящее время под влиянием моих наблюдений над развитием цыпленка и других аналогичных исследований.

С моей стороны было бы, может быть, слишком смело выступать с этими общими положениями до окончания моего более обширного труда, требующего продолжительного времени; но для него едва ли хватит всей жизни, и более подробное изучение истории развития животных других классов едва лишь начато; я знаю лишь ранние результаты исследований Ратке о яйце рака и ничего еще не знаю о результатах его наблюдений над Blennius viviparus; мои собственные наблюдения над беспозвоночными животными, а также над рыбами еще более скудны. Изучение развития беспозвоночных животных кое-где затронуто в этой моей работе. Из рыб я имел возможность несколько лет тому назад наблюдать пару небольших прозрачных экземпляров в жабрах моллюсков. Позднее мне однажды удалось достать живую окунёвую икру, которая, однако, погибла через два дня — еще до того, как у эмбрионов началось развитие кровеносной системы, так что мои знания по развитию рыб много скуднее, чем по развитию других позвоночных животных, так как амфибий и млекопитающих я изучил достаточно.

Но все же я не оставил намерения опубликовать в настоящее время эти мои замечания, потому что какие-нибудь несколько лет мало могут что изменить в жизни отдельного исследователя, и так как нельзя сказать с уверенностью, не повлияют ли предвзятые мнения на его собственные взгляды и наблюдения. В силу этого я надеюсь заслужить признатель-

ность натуралистов, если я сообщу мои мнения теперь же и передам их для проверки и исправления, потому что с определенностью высказанные общие результаты, пусть даже ошибочные, благодаря тем поправкам, которые они вызывают, и более пристальному изучению всех обстоятельств дела, почти всегда оказывались полезнее для науки, чем осторожное умолчание в данной области. Иначе обстоит вопрос с наблюдениями. Они никогда не могут быть достаточно исчерпывающими.

Для признания наших трудов, было бы, конечно, выгоднее насколько возможно воздержаться от высказывания таких общих выводов. Подобные высказывания обычно оспаривают, поскольку они кажутся слишком общими, и при этом очень легко забывают о всем остальном. Я не могу не вспомнить об этом, потому что история работ по изучению развития животных слишком живо напоминает мне это. Исследования Окена [15] по развитию млекопитающих послужили поводом для самого тупого остроумия, и общие взгляды, которые он высказал, не перестают вызывать возражения. Но по этой причине почти совсем упускают из вида, насколько ценны непосредственные наблюдения, изложенные в этих работах. Они, несомненно, являются наиболее точными из того, что мы имеем по млекопитающим, а общие положения Окена, несмотря на то, что многие из них теперь должны считаться ошибочными, бесконечно содействовали познанию истории развития, так как они привели натуралистов к более ясному пониманию вопроса. Как высоко я ни ставлю исследования Дютроше и Кювье, посвященные развитию млекопитающих, но все же мне кажется бесспорным, что работы Окена были повторным пунктом в деле более правильного понимания развития яйца млекопитающих.[16]

Воспоминание о судьбе работ Окена внушает мне еще одно пожелание, которое я не хочу замолчать. Пусть мои преемники, которые по необходимости будут и моими судьями, не откажут в моей просьбе: не смешивать сообщаемые мною данные по истории развития цыпленка с последующими моими выводами и смотреть на мой рассказ об изменениях последних

дней только как на случайное дополнение. Я был бы слишком ограниченным человеком, если бы был уверен, что я не ошибался и при изложении изменений более раннего периода развития, но я надеюсь, что заслужил признание в том, что я по мере сил старался избежать ошибок. Я уже указал выше, что в своих дополнениях я был смелее. Хотя я всегда был преисполнен желания — не говорить ничего такого, чего бы я не мог доказать, но по вышеуказанным основаниям я высказал решительно и до деталей определенно лишь некоторые положения. Это в особенности относится к той их части, где говорится о схеме развития позвоночных животных. Я полагаю, что эта схема, прослеженная мною на птицах, амфибиях и млекопитающих, должна быть дана полностью и могла бы послужить путеводной нитью для будущих исследований и сопоставлений. Эти будущие исследования установят, что в этой схеме является менее всеобщим и как эта схема видоизменяется в отдельных случаях, но я не могу сомневаться в ее общем значении. На детали я смотрю как на вопросы, подлежащие разрешению в будущем. Поэтому я буду сердечно рад всякому указанию и дополнению. Проследить законы развития во всех их модификациях — превышает силы одного человека, и моей величайшей наградой будет сознание, что я разбудил мысль в этом направлении. Мне кажется, что многое из сказанного мною является настолько убедительной истиной, что я могу надеяться на скорое признание моих мыслей. Сюда я отношу мои взгляды на индивидуальные изменения в ходе развития.

Чтобы сделать обе части этого сочинения понятными для начинающих естествоиспытателей и врачей, которые еще не занимались изучением истории развития животных, я сделал попытку составить на основе двух моих популярных докладов, прочитанных мною ранее, легко доступный очерк, отложенный мною для второго тома, которым заканчивается мое сочинение и который должен появиться через несколько недель, так как этот первый том и так уже достаточно объемист.[17] Назначение

этого очерка — прежде всего служить завершением первой части этого тома. В настоящем томе я исхожу из строения уже оплодотворенного яйца. В упомянутом очерке я даю историю образования яйца до его оплодотворения и описание его частей, чтобы ориентировать читателя в истории его развития. Если я привожу при этом мало моего собственного материала, то виноват в этом не кто иной, как Пуркинье, после исследований которого я мог только очень мало сообщить и отыскать нового.[18] Тем не менее я надеюсь, что этот очерк не будет лишним для начинающих. Я знаю из своего личного опыта, как трудно получить первое представление в области современных достижений истории развития животных, особенно при беглом чтении многих авторов, с их запутывающим разнообразием названий. Поэтому в данном очерке самое важное будет дано еще раз в основных чертах, так как без этой предварительной подготовки слишком легко потеряться в мелочах. Кроме того, поскольку врачи, как правило, лучше знакомы с поздними стадиями развития яйца человека и прочих млекопитающих, то для их ориентировки будет проведено сравнение развития яйца у птиц и млекопитающих. Для специалистов я добавлю еще одну или две главы, которые, может быть, у меня уже готовы, но пока отложены, и в которых я пытаюсь ближе подойти к основному вопросу о различных организационных типах животных.

Но, впрочем, я написал слишком много — если не для друга, то для других читателей. Пусть эти страницы будут для тебя живым воспоминанием о счастливых днях! Конечно, то, о чем я рассказал вначале, нет необходимости тебе напоминать, однако я считал нужным в своем обращении к тебе рассказать об этом публично, так как, радуясь тому, что я подал повод к твоим вюрцбургским исследованиям, я упомянул в одной печатной работе, что был в этом отношении ansam qualemcunque. Иной комментатор подумает, пожалуй, что я заслужил в этой области больше, чем на самом деле, а я не заслужил ровно ничего.

Однако я хочу сказать тебе и всему вюрцбургскому триумвирату еще нечто другое. Перечитав еще раз помещенную ниже историю развития цыпленка, я вижу, к моему собственному удивлению, что я не раз оспариваю твои взгляды, хотя я замышлял, собственно говоря, не более как написать комментарий к предшествующим работам, независимо от того, разделяю ли я взгляды автора или не разделяю их. Имел ли я при этом намерение умалить ваши труды? В таком случае я не оценил бы того, как много обязан я этим работам по отношению к моей собственной. Может быть, возражая моим предшественникам, я хотел украсить себя их славой? В таком случае я мог бы найти более обильный материал, начав с Мальпиги и до новейшего времени.

Я всегда был одушевлен лишь одним желанием — убедительно передать явления развития, как они мне представляются. Поэтому я был вынужден не оставлять читателя в сомнении и определенно возражать против таких учений, которые не раз входили в науку, но которые казались мне необоснованными.

На этом основании я должен был подробно остановиться на истории развития кишечника, которая всегда толковалась неверно, отчасти — на ошибках Вольфа, хотя мое изложение крайне сжато и никоим образом не ставит себе целью заниматься историей вопроса. На этом основании я в иных случаях возражал и тебе, так как твое сочинение по праву завоевало себе высокий авторитет, и его несовершенства, поскольку они там имеются, получили немалый вес. Возражать на такие работы, которые в скором времени исчезают без следа, совершенно бесполезно и не входило в первоначальные намерения этого сочинения. Если же к какой-либо работе приходится часто возвращаться, — подтверждая её или, наоборот, оспаривая её, то это лишь свидетельствует о важности этой работы. С Линнеем спорили почти целое столетие, и еще долго в любом исследовании из области описательного естествознания нельзя будет обойти Линнея. Это — след великого человека, который переживет столетия.

Таким образом, если я называю твое имя чаще, чем другие имена, то это лишь дань признания проделанной в Вюрцбурге работе, которую ты опубликовал. Теперь, когда прошло одиннадцать лет, в течение которых ты сам продолжал свои исследования, ты, конечно, нимало не сомневаешься, что на поле изучения первых дней развития еще остается немало неубранных колосьев. Да и кто на этой трудовой ниве, на которой каждый стебелек заботливо собирается в одиночку, не пропустит еще несколько полных колосьев, хотя бы он всю жизнь заботился об урожае, кто не примет в иных случаях пустые колосья за полные? Сам Каспар-Фридрих Вольф, который был замечательнейшим анатомом, делал ошибки. Счастлив тот, кому удалось связать зрелый сноп, семена от которого пойдут для будущего посева. Благодаря ближайшему познанию процесса расщепления зродыша, остававшегося для Вольфа темным, ты пролил свет, который озарил все формы развития Я был бы доволен, если бы было признано мое участие в доказательстве того, что тип организации животного обусловливает его развитие. Научные достижения будут еще уделом многих. Но пальма первенства достанется тому счастливцу, которому будет суждено свести образовательные силы животных организмов к общим силам или к жизненным законам мирового целого. Но еще не выросло даже то дерево, из которого будет сделана его колыбель!

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ



ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЦЫПЛЕНКА В ЯЙЦЕ



ВВЕДЕНИЕ

По Пандеру, развитие цыпленка в яйце происходит при температуре между 28° и 32° R. Я считаю это указание в общем правильным, если не смотреть на эти границы как на безусловные. Я по опыту знаю, что инкубатор рекомендуется держать между этими пределами. Однако ошибается тот, кто думает, что несколько более высокая температура убивает, а более низкая — тормозит развитие зародыша. Весьма вероятно, что у усердных наседок, если гнездо сухо, теплота превышает 32° R. В этом отлично убеждает меня ощущение моей собственной руки. Я так привык к температуре инкубатора в 31°, которая немного превышает человеческую и дает приятное ощущение тепла, что, даже не глядя на термометр, могу наверняка определить, следует ли увеличить пламя лампы или нет. Но у меня было несколько наседок, гнезда которых давали моей руке не ощущение приятного тепла, но такой степени нагрева, которая, повидимому, превосходила 32° R. Непосредственных измерений я, правда, не мог произвести, так как в моем распоряжении не было подходящих размеров небольшого термометра.

Необходима степень тепла.

Случалось, что в инкубаторе температура ненадолго подымалась до 35° R, однако без того, чтобы яйца погибли, за исключением тех случаев, когда они непосредственно касались металла. В таких случаях ближайший к месту

прикосновения желток оказывался поврежденным, и молодые зародыши, находились ли они ближе или дальше от поврежденной части желтка, всегда погибали. При температуре на несколько градусов ниже 28° R зародыш более устойчив, однако развивается медленнее; при еще более низкой температуре жизнь все же сохраняется, хотя дальнейшее развитие прекращается. При вскрытии одного яйца в июле после пребывания его в комнатной температуре в течение 30 часов, я заметил, что сердце без применения подогрева сократилось только один раз. Я дожидался второй пульсации, и она действительно последовала, но после длительной паузы. Это привлекло мое внимание, я поставил соответствующие опыты и нашел, что во всех тех яйцах, которые я в июне месяце (при значительной жаре на воле) держал в комнате, обращенной окнами на север, причем окна на ночь были всегда открыты, эмбрионы по истечении суток никогда не погибали; сокращение сердца продолжалось, правда, с длинными интервалами, иногда до минуты, в других случаях в пять и больше минут. Мои опыты я ставил с эмбрионами в возрасте не свыше пяти дней; можно не сомневаться, что более взрослые и сильные эмбрионы могут еще дольше сохранять свою жизнь. Во второй половине августа молодые эмбрионы уже не переживали 24-часового охлаждения. Я не заметил, чтобы эмбрионы, пережившие длительное охлаждение, значительно изменились, разве сосуды у них были беднее кровью и кровь была менее красной.

Влияние положения яйца.

Кроме тепла на развитие влияет еще положение яйца, так как яйца, имеющие в инкубаторе вертикальное положение, обыкновенно погибают.

Неравномерность развития.

В теснейшей связи с влиянием различной степени тепла на жизненные проявления эмбриона стоит разная длительность для различных ступеней развития. На колебания в скорости развития яиц жаловались все наблюдатели, которые занимались изучением истории развития во времени. Поэтому новое исследование этого вопроса может показаться излишним.

Однако я считаю его необходимым, чтобы разъяснить основания, при помощи которых я установил отдельные периоды развития. Если не выяснить этих основ, то можно дать совершенно искаженную историю развития, отдельные моменты которой не будут согласованы. Даже такой точный наблюдатель, как Вольф,[19] приводит некоторые данные, которые противоречат друг другу. По Вольфу, в конце второго дня сердце якобы еще не покрыто истинным амнионом или серозным слоем зачаткового листка (очень медленное развитие); в конце третьего дня эмбрион якобы так искривляется, что голова соприкасается с хвостом (форма, которую зародыш редко имеет до пятого дня!); только после пятого дня выступает мочевой мешок (allantois, chorion) (опять такое медленное развитие, что здесь наверно была задержка!). Все эти три наблюдения сами по себе верны, однако их никак нельзя совместить.

Неравномерности в процессе развития бывают двоякого рода: 1) неравномерность в сосуществовании явлений, 2) неравномерность в ходе общего развития.

Неравномерность в сосуществовании явлений.

Неравномерности первого рода не особенно значительны. В общем оказывается, что части развиваются тем равномернее, чем теснее их физиологические взаимоотношения. Образование брыжейки и кишок так непосредственно связано друг с другом, что они не могут разойтись в скорости развития. Напротив, образование мозга и кишечника находится в меньшем соответствии. Наименее, мне кажется, связано взаимоотношение между общим искривлением тела эмбриона и дифференцировкой его частей. Иногда шея образует с туловищем в конце третьего дня прямой угол; в других случаях в то же время спина и шея образуют почти прямую линию. Очевидно, что исчезновение частей, деятельность которых прекращается, подвергается наибольшим уклонениям. Пограничную вену в одних случаях я не мог обнаружить уже в конце пятого дня, а в других случаях и на десятый день она была еще совершенно ясно видна.

Разница в продолжительности развития.

Более изменчивой является степень развития в зависимости от продолжительности насиживания. Весьма печально для наблюдателя, если он, желая наблюдать известный момент развития, не достигает цели, так как он не учел всех условий и не овладел ими. Я уже видел, что яйца на седьмой день насиживания заключали зародышей, имевших вид трехдневных. При пользовании инкубатором нарушаются все расчеты, если не иметь постоянного наблюдения за устойчивостью температуры. Причину этих уклонений в каждом отдельном случае установить бывает не легко, так как одновременно действует много условий. На основании собственного опыта я могу сказать об этом следующее.

Влияние времени года.

Прежде всего, как мне кажется, яйца в общем развиваются быстрее весной и в начале лета, чем осенью. Однако и середина лета не давала отставаний, так что я еще не вполне уверен, имеет ли время года особое влияние, или все дело сводится к воздействию температуры. Однако мне все же кажется, что быстрое развитие зародышей в начале мая доказывает справедливость моего предположения. Во всяком случае, время года дает лишь малые отклонения.

Влияние тепла.

Много значит влияние тепла, о чем мы говорили выше; это настолько общепризнано, что нет надобности этого доказывать. Я постоянно наблюдал, что те яйца, которые находятся непосредственно под наседкою, скорее развиваются, чем те, которые лежат близ края гнезда, под крыльями наседки.

Влияние возраста яйца.

Но более всего заметно, по крайней мере для первых дней насиживания, различие в развитии в зависимости от продолжительности лежки яйца до насиживания. Если я покупал яйца на рынке в конце июля, то развивалась, в среднем, половина яиц, в августе — меньше половины, а в сентябре из 30 яиц развивалось два. Поскольку большинство яиц, которые в те месяцы продаются на рынке, долго лежало, и в то же время я получал развитие почти всех яиц, недавно снесенных у меня на дому, — я мог подтвердить старое наблюдение, что лежалые яйца для насиживания не годятся, хотя для нашего

органа обоняния и представляются еще вполне свежими; но кроме того я полагаю, что помимо того, что яйца могут быть вовсе неоплодотворенными, в желтке происходит какое-то изменение. Известно, что ненасиженные яйца медленно усыхают. Кроме того, как мне кажется, вокруг зародыша происходит скопление беловатых желточных шариков, больше, чем в свежем яйце. Поскольку эти белые шарики соответствуют тем, которые во время насиживания собираются в галоны, то я думаю, что та же метаморфоза, какая происходит в желтке во время насиживания под влиянием зародыша, наступает в данном случае и без насиживания, но только крайне медленно. Поэтому, если такое яйцо подвергнуть насиживанию, то между зародышем и желтком обнаруживается разлад, который или вовсе тормозит развитие, или же задерживает его, причем этот разлад постепенно преодолевается, если он не зашел слишком далеко. Лежалые яйца при той же температуре могут отставать в развитии от свежих на срок до двух дней, как я это установил в пределах первых пяти дней. О более поздних сроках у меня имеются менее определенные наблюдения.

На каких основаниях определяется время развития.

Чтобы иметь возможность установить сроки для отдельных ступеней развития, я старался определить время нормального развития. Я брал яйца, снесенные всего несколько дней тому назад, и подкладывал их под наседку. Затем я определял стадии развития для первого, второго и т. д. до пятого дня, стараясь определить соответствующие промежутки времени частью путем приблизительного расчета, частью путем непосредственного наблюдения. Я считал необходимым поместить при этом яйцо в благоприятные условия, чтобы тем самым установить срок его развития, так как, очевидно, многие моменты могут задерживать развитие; однако не следует думать, что развитие заметно смещается против нормы, особенно при развитии под курицей, а не в машине. Дело шло не о том, чтобы установить наиболее быстрый ход развития, и я не принимал во внимание такое развитие, при котором процесс на несколько часов уходит вперед; я хотел найти обычную норму для приведенных

благоприятных условий. К тому же я не всегда мог получить для опытов достаточное число свеже снесенных яиц. На согревание яйца должно уйти по крайней мере два часа, а кроме того, надо было учесть еще несколько часов, особенно при исследовании первых моментов развития, если вскрывать еще не остывшие яйца. Уже из этих соображений видно, что я взял за основу скорее слишком длинные, чем слишком короткие промежутки времени.

Мне могут еще возразить, согласовано ли развитие первых пяти дней, как я его установил, со средним сроком всего развития, равным 21 дню, и не созревают ли яйца, находящиеся непосредственно под наседкой, раньше? Это возможно, даже вероятно. Однако путем опыта это едва ли можно установить, так как наседки лишь в первое время оставляют яйца в покое, позднее же, замечая, вероятно, разницу в их развитии, передвигают внутренние яйца кнаружи, так что яйцо, лежавшее до стадии подвижности зародыша непосредственно под грудью птицы, попадает затем на край гнезда, где оно будет развиваться несколько медленнее и, как правило, не очень отойдет от обычного срока. Вообще установление сроков при этой неопределенности не является точным, что, к сожалению, неизбежно при описании связи явлений. Точность важна лишь для определения относительных, а не абсолютных промежутков времени. Таким образом, я счел возможным простоты ради отнести завершение первого периода развития на конец второго дня, хотя по моим сравнительным наблюдениям оно происходит, строго говоря, на пару часов раньше.

Все развитие цыпленка в яйце я разделил для ясности на три периода согласно особенностям кровообращения. Первый период обнимает время до установления полного кругооборота крови, продолжительностью приблизительно два дня. Второй период обнимает время кровообращения через сосуды желточного мешка. Он продолжается три дня, если его считать до того момента, когда сосуды мочевого мешка настолько развиваются, что принимают существенное участие в кровообра-

Периоды развития.

щении. Третий период, отмеченный кровообращением через эти сосуды, простирается до вылупления или до появления легочного кровообращения, которое обнимает последний четвертый период жизни вне яйца.

Убыль в весе яйца.

Уменьшение яйца в весе — явление, обнаруживающееся в течение всего времени насиживания. По Пфейлю (De evolutione pulli in ovo incubato. Diss. inaug. Berolini, 1823), яйца теряют в весе за все время насиживания в среднем 117 гран,[19a] причем в последние дни эта потеря меньше, потому что и запас жидких веществ уменьшается. Утеря веса обнаруживается и в ненасиженных яйцах, однако в гораздо меньшей степени, так что они теряют за 21 день приблизительно 29 гран.

Потеря в весе зависит, без сомнения, от испарения части содержимого яйца.

ПЕРВЫЙ ПЕРИОД



§ 1

Первый день

a. Обособление зародыша от желтка.

Первое воздействие насиживания заключается в продолжающемся обособлении зародыша от желтка и желточной оболочки, причем первый увеличивается в размерах. Уже в первые часы зародыш лучше различается от желтка, чем раньше, но все же он еще прикреплен к желточной оболочке, так что при удалении ее следует за ней. Однако в первые часы поверхностный слой желтка в окружении зародыша настолько еще связан с желточной оболочкой, что снимается вместе с нею; после же середины первого дня этого уже не наблюдается. Также и бугорок зародышевого слоя (по Пандеру — ядро наседа) следует за желточной оболочкой, однако он не гладко отделяется от желтка, а захватывает с собой немного желточного вещества. Напротив, середина этого бугра уже очень рано немного отделена от середины зародыша весьма небольшим количеством жидкости. Зародыш при этом становится тоньше и плотнее, т. е. делается более листовидным.[20]

b. Обособление в пределах зародыша: 1) в толще

С уплотнением консистенции зародыша в нем развиваются два слоя — один поверхностный, более тонкий, но более плотный, подобный верхней оболочке; другой — нижний слой, более

толстый, более зернистый, менее уплотненный. Это различие, разумеется, сперва не заметно и обнаруживается лишь позже. Его начало совпадает, вероятно, с началом насиживания. Оно становится заметным уже до 12-го часа, если зародыш осторожно разрывать иглами под микроскопом. Вполне это разделение выступает, однако, лишь позже и притом незадолго до первого появления эмбриона несколько явственнее, чем вскоре после этого. Мы называем верхний слой, в согласии с Пандером, «серозным листком»,* а нижний слой — «слизистым листком». [21]

2) на поверхности.

Почти одновременно с этим обособлением зародышевого листка по его толще следует другое обособление от центра к периферии, причем середина зародышевого листка становится светлее, а края темнее вследствие того, что в середине преобладает серозный листок, а по краям — слизистый. Светлый участок в середине — п р о з р а ч н о е п л о д о в о е п о л е (area pellucida). Он вначале мал и примерно округлой формы, но вскоре становится продолговатым и с одного конца шире. [22] Эта яйцевидная форма изменяется обычно в ясно грушевидную; последняя и сохраняется, начиная с 12-го часа до образования головной шапочки или головной сумки зародыша, причем более широкий конец этого поля все более расширяется. Темная часть зародыша охватывает светлую наподобие широкого кольца.

с. Возвышение зародыша.

В это время зародыш имеет в поперечнике от 3 до 4 линий,[21a] он за исключением своих краев сильно выгибается кверху наподобие свода, почему и желточная оболочка здесь выпячивается, как роговица глаза. Следовательно, белок над зародышем оттесняется. Но исчезновение белка над зародышем слишком значительно, чтобы зависеть только от выгиба заро-

* Это название мало подходит и должно быть впоследствии заменено новым, так как этот слой, вначале имеющий вид простой оболочки, есть все же основа всей анимальной части. Его можно было бы назвать анимальным листком. Я сохранил пандеровские названия листков.

дыша и лежащей над ним части желточной оболочки. Скорее кажется, что весь желточный шар, находящийся внутри белка, все больше поднимается, благодаря чему лежащий сверху зародыш приближается к скорлуповой оболочке. Это изменение, естественно, заметнее в последующие дни, чем в первый день.

d. Галоны.

Зародыш тем временем полностью отделяется от лежащих под ним частей; ибо при отделении желточной оболочки вместе с зародышем бугор зародышевого слоя остается, обнаруживая наверху впадину, окруженную белой кольцевидной каймой. Эта белая кайма верхней поверхности отделяется кольцеобразной бороздкой, содержащей светлую жидкость, от другого белого кольца, образованного желтком; а этот последний снова отделяется бороздкой от близлежащей наружной массы желтка. Когда эти кругообразные возвышения и находящиеся между ними наполненные жидкостью бороздки просвечивают через зародыш, образуется то, что называют галонами.[23] Подобное обособление на светлые и темные кольца уже имеется на зародышевом диске ненасиженных яиц. Во всяком случае, край последнего темнее середины еще до того, как образуется настоящее, почти лишенное зернистости прозрачное плодовое поле. Галоны в желтке образуются вскоре после восьмого часа, вначале они имеют кольцеобразную форму, позже — немного продолговатую, и растут вместе с зародышем. Их первоначальное число — 2—3. На второй день, однако, возвышения, разделяющие кольцевидные бороздки, прорываются, бороздки волнообразно сближаются, и при этом становится невозможным определить число галонов. В это более позднее время они лежат только под окружностью зародышевой оболочки, середина которой целиком находится над жидкостью. Под диском зародыша собирается все больше жидкости, почему бугор зародышевого слоя значительно от него отстоит и потому не всегда находится в том же положении в отношении к плоду. Эта жидкость, вероятно, выделяется частью из массы соседнего желтка, частью же поднимается из центральной

полости желтка.[24] Так как канал, ведущий из центральной полости к зародышу, закупорен сверху бугром зародышевого слоя, то жидкость должна кругообразно собираться около этого бугра, чем легко и объясняется появление указанных бороздок между бугром и прочей поверхностью желтка (рис.1). Желток под эмбрионом также видоизменяется, этому нас учит беловатая окраска, которую принимает нежидкая часть.

Чтобы объяснить все метаморфозы, которые зависят от зародышевой оболочки как таковой, укажем еше одну, которая становится ясно видимой, когда уже появилась первая закладка эмбриона. Между 16-м и 20-м часами в наружной темной части зачаткового слоя наблюдается более темная круговая линия, которая выдается снизу наподобие каймы. При более внимательном рассмотрении она оказывается не вполне круглой, но состоящей из двух дугообразных линий, которые лучше выделяются по бокам и менее заметны спереди и сзади (в отношении к развивающемуся эмбриону и к лежащему посредине плодовому полю); спереди они сначала заметнее, иногда заметны и сзади, но всегда менее заметны в области сближения обеих дуг. Благодаря этим дугообразным линиям, темная часть зародышевой оболочки, охватывающая плодовое поле, снова делится на два кольца — наружное и внутреннее. Во внутреннем кольце образуются появляющиеся на второй день сосуды, почему его вполне основательно называют «сосудистым полем» (area vasculosa).[25] Перед этим разделением на поверхности зародыша, но менее заметно, происходит соответственное разделение и в толще зародышевой оболочки. Именно между серозным и слизистым листками образуется слой шариков, который Пандер назвал «сосудистым листком», так как из этих шариков позже образуются сосуды.[26] Этот слой отсутствует в наружном кольце. Напротив того, он находится в сосудистом поле и в прозрачном плодовом поле. Как истинный сосудистый слой, он занимает в сосудистой области преобладающее положение, так что та же последовательность

е. Новое обособление в зародышевой оболочке.

с поверхности

по толщине

слоев, какая обнаруживается в зачатковой оболочке в толщину — т. е. серозный, сосудистый и слизистый листки, — наблюдается также и на поверхности от центра к периферии: в прозрачном плодовом поле, в сосудистом поле и в наружном кольце; последнее, чтобы дать ему название, можно наименовать «желточным полем». В плодовом поле преобладает серозный листок, в сосудистом поле — сосудистый. а в желточном — слизистый листок.

Первая закладка эмбриона.

До начала второй половины первого дня ни одна часть эмбриона еще не видна. Лишь после 14-го или 15-го часа появляются первые признаки организации. Это ни в каком случае не две первичные складки Пандера, но срединная полоска, длиной, примерно, в $1\frac{1}{2}$ линии, которую я назвал «первичной полоской».[27] Она предшествует позвоночнику и лежит вдоль продольной оси прозрачного плодового поля.

Положение эмбриона

Но продольная ось плодового поля не соответствует продольной оси яйца, а соответствует его поперечной оси, почему голова будущего эмбриона, которая намечается уже в первичной темной полоске небольшим утолщением на конце, располагается налево, а хвостовой конец — направо, если поместить яйцо перед собой по продольной оси так, чтобы тупой конец был обращен к наблюдателю, острый — от него, зародыш же находился сверху. В соответствии с этим левая сторона эмбриона обращена к тупому концу яйца, правая — к острому. Однако положение эмбриона не всегда столь определенно, чтобы продольная ось эмбриона и продольная ось яйца образовали точно прямой угол; чаще угол, образуемый этими осями, уклоняется от прямого и первая ось то в одну, то в другую сторону приближается ко второй оси, так что в очень редких случаях обе оси почти совпадают, причем голова зародыша бывает тогда соответственно обращена то к тупому, то к острому концу яйца. Лишь один раз я обнаружил эмбрион в обратном положении, так что его голова находилась в той части яйца, где должен был лежать хвостовой конец.

Beiträge

zur

Entwickelungsgeschichte

des

Hühnchens im Eye

von

Dr. Pander.

Würzburg 1817.

Титульный лист диссертации Пандера, на которую часто ссылается К. М. Бэр.

(Снимок с экземпляра библиотеки проф. И. И. Соколова).

У этого яйца скорлупа на остром конце была разбита. Развитие яйца, однако, не сразу останавливается в том случае, если скорлупа получает трещину, хотя оно, как говорит мой опыт, повидимому, никогда значительно не продвигается.

h. Причина такого положения.

Это наблюдение дает, повидимому, указание на ближайшую причину положения эмбриона. Так как воздух всегда входит через тупой конец яйца, а неиспользованный белок, напротив, оттесняется к острому концу последнего, то тупой и острый концы относятся друг к другу как воспринимающий и выделяющий полюсы; если мы учтем положение яйца во время его образования, то оказывается, что в яйцеводе оно лежит так, что тупой конец обращен к воспринимающему полюсу, а острый конец к выделяющему полюсу — не только данного органа, но и всего материнского тела. Во всяком случае, гетерогенные вещества, лежащие друг за другом вдоль продольной оси яйца, возбужденные теплом, должны вызвать некий динамический процесс, протекающий по продольной оси яйца, который, быть может, будет ближе выяснен путем точных физических исследований. Однако я полагаю возможным не придавать значения тому различию в ощущении тепла, которое получаешь, когда прикасаешься языком к острому или тупому концу яйца, так как в силу большой теплопроводности белка по сравнению с воздухом следует, что теплый язык прежде остынет на остром конце яйца, чем на тупом. Яйцо, нагретое до 29 — 30° R, кажется при прикладывании к языку одинаково теплым с обоих концов. Довольно чувствительный термометр, приложенный к обоим концам нагретого яйца или погруженный в них, не позволил мне обнаружить какой-либо разницы. Однако я не хочу придавать какого-либо значения этим наблюдениям, так как не устранил всех могущих помешать влияний. Но и опыты Мёррея (Edinb. physical journal, 1826), согласно которым тупой конец яйца теплее, не вызывают полного доверия. Скорее мне кажется, что этот вопрос нуждается в новом, более тщательно поставленном исследовании.

Процесс, возникающий вдоль оси яйца, имеет следствием, что в зародыше, лежащем над этой осью, вновь образующееся вещество в левой части собирается в более округлые формы: на поверхности — более широкие, в глубину — более утолщенные, чем на правой стороне, где формы имеют более заостренный характер. Отметим грушевидную форму плодового поля, первичную полоску эмбриона и все вообще части зачатка. Данное явление можно поэтому привести в связь с электромагнетизмом.

1. Первичная полоска.

Что касается до вышеупомянутой первичной полоски, то она сохраняется лишь краткое время, почему Пандер в своей истории развития ее вовсе опустил. Однако он несомненно ее видел, так как рисунки на табл. I, рис. 4 и 5 и табл. II, рис. 2 в его «Beiträge» могут относиться только к этой полоске. Она очень различна по своему виду, как правило, она состоит из скопления сравнительно слабо связанных шариков. Плодовое поле в то время еще не так светло, как позднее, и содержит еще порядочное число шариков, которых в первичной полоске еще немного, почему опытный глаз может ее распознать, благодаря более темной окраске, даже без увеличения. Первичная полоска более или менее приподнята и, если я не ошибаюсь, это положение ее стоит в обратном отношении с ее темным цветом.

Иногда я наблюдал ее в виде выступающего снизу полого, почти прозрачного валика, который примерно на одну треть линии выдавался над поверхностью, как это показывала не только ее тень, но в особенности скольжение по ее бокам зонда или щетинки. Трудно поверить, что эти ее изменения должны следовать друг за другом, как ступени хода развития; скорее сильное выступание первичной полоски является уклонением от нормы; и трудно понять, как обе эти формы первичной полоски могут развиваться друг из друга. Но можно наверное сказать, что до появления первичных складок Пандера ствол позвоночника всегда сначала отмечается срединной непарной полоской.

k. Спинные пластинки.

Из этой полоски вскоре с обеих сторон поднимаются выступы, которые Пандер называет первичными складками, но которые должны получить иное название, так как они не являются ни первичным образованием эмбриона, ни настоящими складками. Сначала это неправильные, округленные, довольно темные валики. Промежуток между ними светлее. Таким образом кажется, что зерна из первичной полоски перемещаются в стороны. Первичные складки появляются между 16-м и 18-м часом и не касаются друг друга при первом своем появлении ни на переднем, ни на заднем концах. Вообще, конечные части складок образуются под конец, но все же вскоре. Своими верхними краями они несколько больше отстоят друг от друга, чем основной частью, причем верхний, еще закругленный край возвышается над серединой основной плоскости (рис. 2). Из этих обоих валиков возникает спина (потому что не на них, а в них, как мы увидим, образуются зачатки позвонков); поэтому их можно называть «спинными пластинками». [28]

Дальнейшее преобразование спинных пластинок идет различно, в зависимости от того, является ли первичная полоска более зернистой и менее выпуклой или, наоборот, представляет более полый валик. В первом случае, при продолжении расширения основания валика в боковом направлении, верхний край его вытягивается в острый гребень, лезвие которого сначала направлено непосредственно кверху; с внутренней стороны по отношению к спинной борозде * (spatium carinatum у Мальпиги и Пандера) гребень этот отвесно срезан, с наружной стороны он имеет вид постепенного склона. Позже оба гребня обращены друг к другу, выдаваясь над разделяющей их бороздой (рис. 3) и, наконец, касаются друг друга, благодаря чему борозда превращается в закрытый канал. Позднее они срастаются между собой.

Чем больше, однако, первичная полоска выпукла, тем более наружу направлены лезвия или гребни спинных пласти-

* Спинная борозда или спинная щель.

нок. Поэтому их соединение должно происходить позже и медленнее. Так, например, в одном случае, когда первичная полоска выдавалась на $^1/_2$ линии, края спинных пластинок были настолько вывернуты наружу, что лежали почти горизонтально, как это легко можно было обнаружить путем подведения под них зонда; тем не менее можно было распознать закладку первых трех позвонков в каждой пластинке, так что я даже не мог поверить, что они когда-либо соединятся, а предполагал, что здесь образуется спинная щель, как ни редко это уродство встречается у птиц.

1. Спинная струна.

Помимо спинных пластинок образуется также еще одна часть, которую я называю «спинной струной» (chorda dorsalis). Это — полоска, расположенная непосредственно по оси будущего позвоночника и, следовательно, всего эмбриона. Она первоначально составляет просто ряд темных шариков, которые в направлении к переднему концу более скучены, а на заднем конце расположены реже. По причине ее тонкости ее можно различить в начале образования только при условии, что вода, в которой исследуется зародыш, вполне свободна от желточных шариков. Позднее толщина и плотность струны возрастает, причем число шариков в ней увеличивается. Самый передний конец уже очень рано превращается в круглую, значительно более толстую головку, и вся спинная струна поэтому уже до окончания первого дня становится похожа на очень тонкую булавку с нежной головкой. Этот вид она сохраняет и дальше, причем она постепенно становится плотнее и изгибается, разумеется, вместе со всем зародышем. Эта струна очевидно, тождественна с хрящевым тяжем, который имеется в позвоночнике некоторых хрящевых рыб в течение всей жизни. Как у них, так и у курицы, вокруг струны располагаются тела позвонков, из которых до половины времени развития, когда струна постепенно становится крепче, ее можно вытянуть наподобие шнурка. Она является не только осью, вокруг которой образуются первые части эмбриона, но и истинным масштабом для всего тела и всех главных его систем.[29]

Она возникает, как мне кажется, одновременно со спинными пластинками. Правда, спинная струна еще не видна, когда спинные пластинки только что становятся заметными; однако уже в то время посредине под спинной бороздой вдоль прямой линии лежат отдельные шарики, и эти шарики — не что иное, как образующаяся спинная струна. При этом я ясно замечал, что при сильно выступающей срединной полоске спинная струна была уже заметна, хотя от спинных пластинок еще не было и следа. Норма развития, повидимому, состоит в том, что первичная полоска вскоре после своего возникновения разделяется на две боковые половины — спинные пластинки и срединную полоску — спинную струну, и при том так, что обе части образуются приблизительно одновременно, но вначале развитие боковых частей идет сильнее, по крайней мере оно отчетливо заметно.

Спинную струну принимали за спинной мозг все те наблюдатели, которые думали, что видели этот орган очень рано. Но спинной мозг как обособленный орган вполне отсутствует до срастания спинных пластинок. Положение спинной струны на срединной линии туловища могло дать повод к такому смешению; все же удивительно, как можно было принять за спинной мозг тонкую, как волос, и притом темную нить, тесно сращенную с окружающим, с головкой на конце, не имеющую никакого отношения к головным пузырям.

m. Футляр спинной струны.

Спинная струна образуется совершенно своеобразно. Как только спинная струна начинает формироваться из простого ряда темных шариков, уже видно, что эта линия охвачена светлой каймой, и чем темнее становится спинная струна, тем светлее эта кайма, пока она не достигает прозрачности стекла. Так как эта кайма обнаруживается со всех сторон, то она является, собственно говоря, футляром для спинной струны. Первоначально этот футляр представляет с нею одно целое и в первые два дня так тесно с нею связан, что лишь с величайшим терпением и работая тончайшими иглами можно отделить струну от ее футляра; в первый день эта попытка

вследствие тонкости струны почти никогда полностью не удается. В это время обе эти части, действительно, образуют одно целое, которое построено таким образом, что мы почти всюду видим темное тело эмбриона и рядом с ним возникающую как его противоположность светлую массу без шариков. Замечательна в футляре спинной струны прочность, какую имеет эта стекловидно-прозрачная масса. На третий день при некоторой осторожности можно извлечь струну из футляра, а начиная с четвертого дня этот опыт удается сравнительно легко. [30]

и Изгиб переднего конца

Футляр охватывает также и головку спинной струны. Здесь имеется место, где сходятся передние концы спинных пластинок, но не прямо близ головки, а будучи отделены от нее футляром, причем все, что растет в сторону спинной струны, задерживается футляром от непосредственного соприкосновения с ней. Следовательно, в начале спина как раз такой же длины, как ствол позвоночника или спинная струна. Однако так как спинные пластинки растут быстрее, чем спинная струна, то они загибаются, особенно их верхний край. При первом появлении спинных пластинок они не более изогнуты, чем первичная полоска, а последняя на своем протяжении искривлена не более, чем этого требует выпуклость средины зародышевого листка. Но по мере того, как спинные пластинки увеличиваются, они образуют дугу, выпуклость которой не только всей своей массой обращена кверху, но особенно загнут вниз верхний край переднего конца вокруг головки струны. Следствием этого является, что эмбрион, если его рассматривать сверху, имеет выступающие изгибы спинных пластинок. Эти передние изгибы все увеличиваются и тянут за собой также передний конец спинной струны. Благодаря этому изгибается весь ствол позвоночника, но только в своей передней части, и согнутая часть становится головой, в которой головка спинной струны занимает середину основания черепа (рис. II и в более поздней форме — рис. III). Спереди эта загнутая часть, имеющая край в форме полумесяца, граничит с непре-

вращенной частью зародышевой оболочки, с которой она образует угол, становящийся постепенно острее.

о. Отшнуровывание эмбриона от зародышевой оболочки.

Я представил изгибание переднего конца эмбриона как следствие сильного разрастания спинных пластинок только ради того, чтобы сделать это превращение более наглядным; но на самом деле мы скоро увидим, что это изменение зависит от более глубокого общего основания, которое обнаруживается во все моменты образования эмбриона как стремление обособить эмбрион от окружающей части зародыша и от остального яйца.* Ведь как только передний конец позвоночника начинает искривляться, соседняя часть зародышевой оболочки оттягивается назад к нижней поверхности зародыша, причем то место, где покров зародышевой оболочки отступает с переднего конца эмбриона на поверхность остальной зародышевой оболочки, все больше поддается назад, благодаря чему начинает формироваться спереди назад полость тела, нижняя стенка которой образована теперь только зародышевой оболочкой (рис. III).

Это явление покоится, следовательно: 1) на росте эмбриона, который увеличивается скорее, чем его базис, но кроме того 2) на начинающемся сужении связи между эмбрионом и зародышевой оболочкой, которое, однако, становится заметным только на второй день, причем первое искривление спинных пластинок наступает лишь около 20-го часа, а дальнейшее углубление изгиба зародышевой оболочки — в конце первого дня. Благодаря этому часть передней половины плодового поля выводится из плоскости, и это поле кажется теперь не грушевидным, но бисквитообразным.

р. Закладка позвоночника.

Мы не будем дальше изучать это сужение связи между эмбрионом и зародышевой оболочкой, но вернемся снова к спин-

* Ту часть зародыша, которая не превратилась в эмбрион, мы будем в дальнейшем называть зародышевой оболочкой, и мы уже применили это наименование для того времени, когда эмбрион начинает уже образовываться.[31]

ным пластинкам. Пока они сближаются своими верхними краями, в них закладываются позвонки из двух противолежащих частей для каждого позвонка. Они состоят, как и спинная струна, из скопления зернышек, образующих участки, окруженные светлыми краями, которые находятся к ним в том же отношении, как футляр позвоночника к спинной струне. Всякая хрящевидная ткань еще полностью отсутствует. Хотя участки эти при первом их появлении еще вовсе не имеют четырехугольной формы, однако они очень скоро переходят в эту форму, почему светлые промежутки становятся подобными поперечным полоскам. Позвонки закладываются в той области, где гребневидно выступающая часть спинных пластинок переходит на плоскость, и до края гребня они не достигают. Вследствие этого кажется, что позвоночник образуется рядом со спинными пластинками, причем при рассмотрении сверху, когда спина уже начинает замыкаться, на каждой стороне около зачатков позвонков заметна изнутри светлая полоска, ограниченная двумя тенями. Эта светлая полоска — перегнутый прозрачный гребень. Наружная тень — это граница полости спинного мозга, что становится вполне ясным при рассмотрении рис. 3, где мы при 3′ имеем вид со спинной стороны, связанный с помощью пунктирных линий с поперечным срезом. Тот факт, что зачатки позвонков, действительно, помещаются внутри спинных пластинок, можно установить, если обе пластинки разнять иглами, причем часть зачатков позвонков окажется отделенной вместе с ними, особенно в тех случаях, когда спинные пластинки, сидя на значительно выпуклой первичной полоске, совсем повернуты наружу. Я видел в них зачатки позвонков, еще только начинающих развитие, совсем в перевернутом виде. Первые элементы позвоночника возникают к концу первого дня и как раз в шейной области; оттуда новые позвонки образуются в переднем и заднем направлениях.

[illegible]. Замыкание спины.

Я сомневаюсь, чтобы края первичных складок завивались и изгибались в то время, когда они сближаются. Правда, такие изгибы, как правило, видны, если рассматривать эмбрионы,

спина которых как раз находится в процессе замыкания, в холодной воде. Но при этом наблюдается, что эти завитки постепенно все больше отодвигаются друг от друга и спинная борозда раскрывается шире. При действии холодной воды спинные пластинки отходят друг от друга, и так как зачатки позвонков несколько плотнее, чем промежутки между ними, то середина каждого позвонка оттягивается назад, немного меньше по сравнению с промежутками. Если эмбрионы на этой стадии исследовать в теплой воде, то извивов не видно до тех пор, пока вода не остынет. Я менее уверен в том, что и в переднем или головном отделе позвоночника перед замыканием не появляется выступов. Иногда наблюдается такой вид; однако я замечал, что по крайней мере внутренние обращенные друг к другу края спинных пластинок всегда были прямыми, и только замкнутые, следовательно, боковые части пластинки выгибались наружу в виде равномерного расширения, не образуя, однако, обособленных ячеек, за исключением самого переднего конца. [32]

r. Подъем эмбриона и плодового поля.

В конце первого дня, пока происходят в спинной части эти изменения, эмбрион поднимается над желтком, и все прозрачное плодовое поле участвует в этом подъеме, притом равномерно, так как брюшные пластинки в нем еще не определились. Все листки поднимаются вместе и плотно прилегают друг к другу. Только в передней части листки начинают отделяться вследствие подтягивания под головной конец, что мы ближе рассмотрим на второй день.

s. Общее состояние эмбриона в конце первого дня.

В конце первого дня эмбрион, следовательно, находится в следующем состоянии. В нем пока еще можно различить только образовательную ткань, или ту основную массу всех животных частей, которая состоит из основной слизи, похожей на белок, и неполно изолированных шариков. В одних участках имеется больше шариков, а в других — больше уплотненной основной слизи; нигде нет и следа вытянутых волокон. Эмбрион выгнут кверху, как опрокинутая вверх дном плоская лодка. Из будущих частей животного еще ничего

нельзя распознать кроме спинной стороны и обоих спинных пластинок, которые близки к срастанию и содержат от 5 до 7 позвонков. Вообще имеется налицо только верхняя половина животного. Нижняя или брюшная половина еще вовсе не обособилась от зародышевой оболочки. Части, которые мы будем дальше называть брюшными пластинками, повидимому, уже прилегают к обеим сторонам позвоночника, рядом с позвоночником зародышевая оболочка несколько толще, и в самом переднем конце уже слегка распознаются брюшные пластинки. Но снаружи они еще не ограничены, и так как они, очевидно, развиваются не из видимой теперь части эмбриона, то из этого можно заключить, что эмбрион еще не обособился от соседних частей зародышевой оболочки, за исключением резко отграниченного переднего конца. Вообще, из сказанного становится понятным, что начало эмбриона есть не что иное, как особое видоизменение определенного места зародыша, изолированное разрастание последнего. Такое положение сохраняется в яйце во все время развития, с тем изменением, что эта изолированная часть, которую мы называем эмбрионом и которая теперь еще так незначительна по сравнению с остальной зародышевой оболочкой, вскоре сделается основной и овладеет всем зародышем.

Слои в эмбрионе. Эмбрион этого периода не просто связан с зародышевой оболочкой, но переходит в нее без определенной границы. Поэтому в эмбрионе имеются все слои зародышевой оболочки. Слизистый листок тонок и лежит совсем свободно по нижней поверхности позвоночника. Серозный листок непрерывно продолжается в гладкую наружную и внутреннюю поверхность спинных пластинок. Содержимое спинных пластинок является самой плотной частью эмбриона. Более рыхлой является слой из мягкой образовательной ткани между спинными пластинками и слизистым листком. На глаз нельзя вполне точно определить, следует ли рассматривать только этот рыхлый слой как принадлежащий к сосудистому слою, или также содержимое спинных пластинок, так как это содержимое снаружи не

резко отграничено. Кроме того, сосудистый слой в зародышевой оболочке не является столь самостоятельным листком, как серозный и слизистый листки. Сосудистый слой не резко отграничен от них обоих и вообще является только образующей тканью между этими обоими листками,— так сказать, телесной массой между верхней кожной и слизистой оболочками, не предназначенной к более высокой жизни частью зачатка; очевидно, можно рассматривать весь зародыш, поскольку часть его становится эмбрионом, как несформированное тело целого животного, которое является не чем иным, как большим незамкнутым кишечным мешком.

Но, во всяком случае, этот мягкий слой под позвоночником по своему рыхлому строению более похож на сосудистый слой зародышевой оболочки; позднее он один воспринимает сосуды из сосудистого слоя зародышевой оболочки и отделяется от спинных и брюшных пластинок, но не от сосудистого слоя зародышевой оболочки. Далее, внутренняя масса спинных пластинок также тесно связана с поверхностью этого сосудистого слоя, и не только теперь, но в течение всего второго дня; глаз не различает никакой границы между этой массой и наружной, несомненно, более светлой обкладкой. Оба кажутся чем-то единым, и лишь на третий день облекающий слой становится обособленным. Поэтому спинные пластинки можно целиком рассматривать как разрастание серозного листка.*

---

* Названия Пандера «серозный листок» и «сосудистый листок» не вполне подходят. Все же я не хотел менять эти наименования, частью потому, что данные Пандером названия слоев зродыша являются общепринятыми, а различение слоев зародышевой оболочки было повторным пунктом в изучении истории развития и было истинным светом для позднейших исследований; частью же потому, что я еще не могу предложить последовательно проведенных названий. Существенным в расслоении, как мне кажется, является лишь подготовка к будущему развитию. Как будет видно из дальнейшего изложения, при переходе второго дня в третий наступает разделение эмбриона и зародышевой оболочки на анимальную и пластическую части (§ 5, с). Когда разделение произошло,

u. Общий характер развития в первый день.

Соединяя все сказанное о развитии в течение первого дня, мы найдем, что характерным в первичном формировании является в ы р а с т а н и е эмбриона из зародыша, пока на переднем конце, почему зародыш разделяется на эмбрион и зародышевую оболочку.

v. Питательное вещество поступает снизу

Вещество, потребное для роста эмбриона, может теперь поступать только с нижней поверхности, где скопляется жидкость из желтка. Несомненно, что и сам желток в свою очередь извлекает вещество из белка; потому что если желток пока еще заметно не вырос, то в последующие дни нельзя не заметить его увеличения. Но уже и теперь очень заметно уменьшение количества белка — более значительное, чем оно могло бы быть в результате простого усыхания, как это видно на яйцах, не содержащих зародышей, где это уменьшение незначительно. Особенно уменьшается количество белка над выдающимся кверху плодовым полем.

§ 2

Второй день

a. Общий характер изменений на второй день.

Мы заключили рассказ об образованиях первого дня тем, что они в основном заключаются в вырастании зародыша из первичных частей желточного шара (§ 1, u). Сообщение о вто-

---

каждая часть имеет два слоя; в нижнем слое имеется слизистый и сосудистый листки, каждый из них своеобразного строения; в верхнем слое также имеются два слоя, легко различимые в эмбрионе (см. тот же §) — будущая кожа и анимальная часть тела.[33] Однако невозможно определить, переходит ли последний слой в зародышевую оболочку или нет. Она не обособлена от последней, но, повидимому, переходит в нижнюю границу верхнего пласта. Ранее (по истечении второго дня) оба слоя различимы в зародышевой оболочке путем искусственного разъединения. Но в первый день в сущности имеются лишь верхнее гладкое и нижнее зернистое отграничения. То, что находится межу ними, не является непрерывным листком. Кроме того, это образование слишком велико, чтобы свести его т о л ь к о на будущий сосудистый листок, хотя в нем, несомненно, образуется кровь.

ром дне мы начинаем с замечания, что в этот день обособление эмбриона из частей желточного шара путем дифференцировки выступает все больше, являясь для передней половины тела уже отшнурованием; первоначально было заметно только одно направление развития: от ствола позвоночника по сторонам кверху — для образования полости для центральных частей нервной системы; теперь обнаруживается развитие от позвоночника же по сторонам книзу, чтобы образовать полость для пластических органов, и вместе с тем завершается общий морфологический характер анимальной части позвоночного животного. Мы предпосылаем это замечание, так как лишь с этой точки зрения могут быть ясно показаны все явления первой половины второго дня, которые основаны на указанных метаморфозах. Во второй половине второго дня они, правда, еще продолжаются, однако они более заслонены развитием главного противоречия в зародыше, который стал теперь более самостоятельным, а именно — развитием нервной и кровеносной систем.

b. Срастание спинных пластинок.

Сначала мы рассмотрим дальнейшее развитие того, что обозначилось еще накануне, — образование спины и содержащейся в ней полости. После того, как произошло сближение спинных пластинок их прямыми, неизогнутыми краями, происходит их срастание. В начале этого дня оно еще столь нежно, что самое легкое прикосновение кончиком иглы разъединяет края; даже сокращение, которое спинные пластинки испытывают в холодной воде, разрывает их, и по меньшей мере в одном месте эта вновь возникшая продольная связь нарушается на глазах наблюдателя.

Срастание наступает сначала позади будущей головы, и оттуда довольно быстро распространяется вперед и назад. Только в области будущего крестца спинные пластинки некоторое время разъединены, и при беглом наблюдении кажется, что они здесь не сблизятся в течение всего второго дня, причем темные полосы, которые спинные пластинки образуют теперь вследствие своей толщины, здесь еще расходятся в конце вто-

рого дня. Однако исследование зондом показывает, что за это время срастание все же произошло и что лишь основные поверхности спинных пластинок далеко отстоят друг от друга, верхние же края, напротив, сильнее согнулись и достигли друг друга, но по причине их прозрачности это не сразу распознается. Следовательно, канал спинного мозга,* который только что возник благодаря срастанию спинных пластинок, остается в области крестца временно открытым, но затем замыкается, сохраняя, однако, широкую основную поверхность.

с Увеличение числа позвонков

Во время срастания спинных пластинок число зачатков позвонков увеличивается; так как новые позвонки закладываются как впереди, так и позади более ранних, то нелегко определить место, где показались первые зачатки позвонков, так как после появления многих позвонков нельзя даже определить, сколько их возникло впереди наиболее ранних и сколько — позади. Правда, около 30-го часа самые передние зачатки позвонков залегают сравнительно тесно позади той области, где слизистый листок загибается вниз, однако хотя это место на позвоночнике за отсутствием многих других частей трудно определить, но все же очевидно, что в пределах позвоночника пространство перед первыми позвонками заметно увеличилось. Известно также, что гораздо большее число позвонков образуется позади, а не впереди первых позвонков. Позвонки все яснее принимают четырехугольную форму, светлые места между ними получают вид полосок, только первые и последние позвонки еще имеют неправильную форму. В середине второго дня имеется налицо от десяти до двенадцати позвонков.

d. Черепная и позвоночная полости.

Уже при срастании спинных пластинок в передней части спины канал, заключенный между ними, оказывается несколько шире, чем в заднем отделе, так что две тени, которые указывают на внутреннюю полость этого канала, видны здесь отчетливее и несколько дальше отходят друг от друга. Это расши-

* Этот канал является вместе с тем каналом, проходящим внутри будущего спинного мозга.

рение есть первое указание на черепную полость; оно простирается своим задним концом до того места, где образуется около 30-го часа изгиб слизистого листка. По наступлении 36-го часа оба образования сдвигаются назад, в то время как черепная полость вследствие продолжающегося изгибания спинных пластинок более выдается вперед. Черепная полость при первом своем появлении не имеет еще никаких перетяжек и расширений, вплоть до самого переднего конца, который очень рано и если не одновременно с замыканием спинных пластинок, то тотчас же после этого образует небольшую округлую полость, имеющую в поперечнике менее одной шестой части линии; таким образом общая полость для центральной части нервной системы образует пустое пространство, которое, как и спинная струна, имеет форму булавки, только шире, чем спинная струна. Очень скоро, именно уже около 30-го часа, передняя полость увеличивается, как об этом будет сейчас сказано подробнее, а сзади возникает второе расширение для четверохолмия, вслед за этим появляется третье, гораздо более длинное — вместилище для продолговатого мозга. Эта последняя камера имеет в свою очередь извилистые стенки, так что за ней можно признать некоторую неопределенность развития или склонность самой распасться на несколько камер. Особенно заметна одна перетяжка, которая разделяет все пространство на переднее отделение — более короткое и округлое, и на заднее — более узкое и длинное. Эта перетяжка заметна то раньше, то позже, но дальше не развивается. Этим и объясняется, почему наблюдатели описывали то три, то четыре мозговых камеры. Передняя из них, или та, которая появилась первой, охватывает в более позднее время отроги большого мозга и зрительные бугры. Тесная шаровидная форма, которую эта камера имеет при своем появлении, изменяется уже около 30-го часа, причем она на заднем конце расширяется, а в передней части немного заостряется. Это боковое расширение заднего отдела увеличивается довольно быстро и приводит к образованию по обоим сторонам круглых возвыше-

ний — первых зачатков глаз. На 33-м часу передний конец зародыша имеет очень большое сходство с головой мухи, причем передняя камера сильно расширена в задней части, а в передней части остается суженной. На самом переднем краю имеются небольшие выступы, которые при рассматривании сверху можно было бы принять за шипики. Но это скорее выросты, как это обнаруживается, если загнутый передний конец рассматривать спереди. На 36-м часу эти выросты сильно заметны, глаза в то же время очень ясно видны как таковые. Они несколько смещены вниз. А именно, если передний конец повернуть несколько в сторону, то можно заметить по направлению книзу боковой выступ. Если же отвернуть голову совсем набок, то виден светлый круг, очерченный более темной линией. Круг этот настолько светел, что сквозь него и сквозь всю голову можно смотреть, как через воду, если только оба зачатка лежат по оси наблюдателя; прочие же боковые части переднего конца обладают уже некоторой непрозрачностью. Глаза, следовательно, являются боковыми выступами заднего отдела переднего мозгового пузыря. Я не мог обнаружить, чтобы это место на головном конце спинных пластинок было бы заранее отмечено или предобразовано; напротив, скорее я должен думать, что глаза выступили изнутри мозгового пузыря, и только их внешняя истонченная выпуклость принадлежит первоначальной боковой стенке головного конца.

е. Содержимое полости черепа и позвоночника.

Что же является в этом процессе стимулом развития? Этот вопрос неизбежно ведет нас к другому вопросу. Что предшествует в канале появлению головного и спинного мозга, и когда и как появляются центральные части нервной системы? Я указал выше, что совершенно уверен в их отсутствии в тот период, когда спинные пластинки приближаются к срастанию. Такое же наблюдение я сделал на яйцах лягушки, которые я уплотнял в азотной кислоте. Если бы здесь имелся спинной мозг, то едва ли можно было не заметить его на темном фоне чернокоричневой спинной борозды, так как белок разрушается азотной кислотой. Таким образом я полагаю возможным с уверен-

ностью утверждать, что спинной и головной мозг не закладывается в то время, когда спинные пластинки цыпленка только лишь срастаются; потому что если разрушить тонкой иглой линию срастания, то содержимое замкнутого канала оказывается совершенно светлым, так же, как и внутренняя поверхность его стенок. [31] Даже когда образуются мозговые пузыри, в них не содержится еще никакой плотной нервной массы. Однако должно же там быть нечто, что их растягивает. Если вскрыть под водой спинную часть эмбриона в это время, то оттуда не появляется пузырька воздуха, а также наблюдается, что в холодной воде мозговые пузыри немного спадаются. Из этого видно, что в спинном канале и в мозговых пузырях нет ни воздуха, ни испарения, но прозрачная жидкость. Позже, когда мозг уже образовался, но имеет еще большую полость, в нем очень легко с определенностью обнаруживается некоторое количество жидкости, и нет никакого сомнения, что она раньше заполняла всю полость. Следовательно, первоначально вместо головного и спинного мозга имеется в полостях только жидкость. Под ее воздействием происходит начальное выпячивание глаз. Она является предшественницей центральных частей нервной системы и, как таковая, имеется налицо при образовании спинных пластинок. К средине второго дня становятся заметными головной и спинной мозг. Каким образом это происходит, я сообщу ниже, после того, как мы прослёдим прочие изменения данной стадии.

f. Лицо.

Образование лицевой части головы связано, повидимому, с появлением глаз. Глаза указывают на границу между лицом и черепом. Однако позади глаз обнаруживается некая масса, которая не относится непосредственно к головной части спинных пластинок, но является, повидимому, передним концом брюшных пластинок, так как на нижней поверхности головы и туловища (включая шею) еще ничего нельзя различить за отсутствием ротового отверстия.

g. Брюшные пластинки.

Брюшные пластинки, о которых уже выше упоминалось, также соединяются (§ 2, а) внизу под позвоночником, образуя

полость, подобно тому как в верхней части замыкаются спинные пластинки; однако в данном случае замыкание происходит много медленнее, и в сущности вполне завершается только с окончанием насиживания. Так как метаморфоз брюшных пластинок протекает не одновременно по всей их длине, то надо прежде всего получить понятие о том, что они собою представляют. В средине второго дня в нижней, незамкнутой половине эмбриона, вдоль обеих спинных пластинок появляются в зародышевой оболочке две широкие темные ленты, тянущиеся параллельно позвоночнику. Посредством светлой линии они отделяются от спинных пластинок и второй такой же линией отделяются от лежащей наружу неизмененной зачатковой оболочки. Здесь они лежат позади в пределах той общей выпуклости, которую в это время образует плодовое тело, и состоят из сравнительно плотной и полупрозрачной массы, которая тесно примыкает к серозному листку и кажется выросшей из него — совсем, как раньше спинные пластинки. Если проследить эти пластинки кпереди, где передний конец тела уже замкнут ((§ 1, o, § 2, k), то можно заметить, что брюшные пластинки входят здесь в замкнутую часть и образуют ее боковую стенку. Они доходят до головки спинной струны. Еще Вольф дал им подходящее название — «брюшные пластинки» (laminae abdominales),* однако Пандер заменил этот термин выражением «брюшные складки» (plicae abdominales) и отнес их образование к концу второго дня. Несомненно, что они в это время загибаются вниз и в силу этого образуют складку в зачатковой оболочке, однако не подлежит никакому сомнению, что они много раньше заметны в плоскости зачатковой оболочки; как только передний конец зародыша замкнется снизу, поперечные срезы его показывают, что его боковые стенки образовались из довольно толстых пластинок. Следо-

* Так как они расположены по всей длине нижней поверхности, чего Вольф не знал, следовало бы их назвать по латыни laminae ventrales.

вательно, они обнаруживаются в переднем конце тела уже в начале второго дня, затем немного позже заметны и сзади, и таким образом в основном закладываются уже в конце первого дня, но еще не отграничены от прочих частей зачатковой оболочки (§ 1, s).

h. Головная шапочка.

Чтобы подробнее описать замыкание другого конца тела, вернемся к концу первого дня и вспомним, что спинная струна или ствол позвоночника на самом переднем конце загнут вниз и изгиб зачатковой оболочки простирается очень недалеко за головку спинной струны (§ 1, o, рис. III). С начала второго дня этот изгиб перемещается все дальше назад, и, таким образом, эмбрион все дальше закрывается снизу и в своем переднем конце получает все-увеличивающуюся полость, одетую слизистым листком (рис. IV).

Одновременно часть зачатковой оболочки, которая помещается впереди перегиба, переходя на остальную поверхность зачатковой оболочки, должна закрыть передний конец головы, если его рассматривать снизу. Мы называем это образование «головной шапочкой» (рис. IV, *pr*). Из этого описания, равно как и из рисунка, видно, что головная шапочка или сумка не является чем-то самостоятельным, но лишь непосредственной частью зародышевой оболочки.[35]

i. Первое разделение листков.

Как только в конце первого дня произойдет закладка головной шапочки, в ней уже намечается разделение листков зародышевой оболочки. В первой половине второго дня это разделение быстро продвигается вперед, так что уже в середине того же дня верхний или серозный листок, следовательно, в перегибе — передний, отстоит от слизистого на пол-линии. Это разделение уже больше никогда не исчезает, так как здесь, в связи с тем, что отшнуровывание в переднем конце тела идет не только спереди назад, но одновременно и сбоков, зернистое содержимое сосудистого листка оказывается с обоих сторон скученным, почему серозный листок отодвигается от слизистого. Непосредственным следствием этого является то, что серозный листок головной шапочки в середине второго дня

становится много короче, чем его сосудистый и слизистый листки (рис. IV).

k. Образование пищеварительной полости.

Смещение назад перегиба зародышевой оболочки является началом отшнуровывания эмбриона от прочей зародышевой оболочки, которое в полном объеме обнаруживается на третий день. Так как отшнуровывание начинается спереди, то и полость в зародыше сначала получается в переднем конце. Эта полость (рис. IV, *dg*) непосредственно со всех сторон образована слизистым мешком, так как этот листок является самым нежным слоем в рудименте зародыша и самым верхним в перегнутой части зародышевого листка. Сама полость еще очень велика и впереди достигает изгиба позвоночника, который образует дно полости. Таким образом, здесь она имеет форму слепого мешка. Вниз она переходит через широкое открытое устье (где прекращается изгиб) в то пространство, где находится желток. Очевидно, эта полость есть наиболее передняя часть образующегося пищевого канала, и этим неопределенным названием мы и будем его пока именовать, так как в нем еще не образовались какие-либо отделы, которые можно различить, как ротовая полость, пищевод и т. п., хотя изогнутая часть позвоночника уже теперь характеризуется, как потолок ротовой полости. Открытый конец передней полости (рис. III, IX, *g*) мы называем «передним входом в пищевой канал». Название, данное Вольфом, «fovea cardiaca», которое Меккель [36] переводит то брюшная ямка, то сердечная ямка, должно быть вовсе оставлено. Оно, несомненно, послужило большой помехой к пониманию работы Вольфа. Как понять, что fovea cardiaca ведет то в пищевую трубку, то в желудок, затем в кишку, или даже в кишечный жолоб Вольфа, т. е. в щель между листками брыжейки, независимо от того, что последнее указание не вполне верно?

В то время, как образуется пищевой канал, на боковых стенках его уже видны передние концы только что описанных брюшных пластинок. У головки спинной струны они сближаются, а дальше назад их нижние края удалены друг от

друга, и щель между ними заполняется лишь оттянутой назад зародышевой оболочкой (§ 1, о). В области перегиба брюшные пластинки еще больше расходятся, и задний отдел их лежит, как отмечалось, лишь слабо выраженным в плоскости зародышевой оболочки.

Мы упоминали, что через отшнуровывание передней половины тела и сопряженное с этим сближение передних концов брюшных пластинок (само собой разумеется, что и они первоначально лежали относительно горизонтально, это заметно в первые часы второго дня) зернистое содержимое сосудистого слоя в этой области уплотняется. Дело в том,что между серозным и слизистым листком в конце первого дня обнаруживается темная зернистая масса, которая образует два боковых отрога, простирающихся назад в оба края головной шапочки. Спереди обе ножки соединяются совсем тонкой нитью. Во время первой половины второго дня обе ножки все больше сближаются, вследствие чего образуется темная масса в форме опрокинутой латинской буквы Λ. Эта масса имеет спереди один общий ствол и сзади две ножки, так как эти ножки спереди назад постепенно сливаются; это и есть материал, из которого должно образоваться сердце. Я говорю материал, так как собственно сердцем его еще нельзя назвать; он не имеет ни четких границ, ни полости, но является зернистой массой вязкой консистенции, которая выдается немного вниз вследствие ее плотности.

l. Начало образования сердца.

В середине второго дня описанная масса становится светлой и в середине жидкой, тогда как наружный слой ее становится стенкой. Так образуется сердце, причем эта масса превращается в жидкую кровь, и почти одновременно и совсем незадолго до того в жидком содержимом спинного канала начинает обособляться плотная нервная масса головного и спинного мозга. На обоих важных моментах образования кровеносной и нервной системы нам надо теперь остановиться подробнее.

Незадолго до середины второго дня впервые наблюдается на внутренней поверхности спинных пластинок, которые лишь

m. Головной и спинной мозг.

за несколько часов до того образовали замкнутый канал с многочисленными камерами на переднем конце, мутное отделение. Это выделение содержит заметные, довольно темные зернышки, соединенные светлой вязкой массой; оно похоже на слой, намазанный кистью, который очень прочно связан с внутренней поверхностью спинных пластинок. Этот слой слишком мягок, чтобы его назвать настоящим листком. Во второй половине дня этот осадок уже в большей мере является непрерывным и может получить название листка. Его можно различить при вскрытии спинного канала в виде образования, плотно прилегающего к стенке последнего. И на поперечном срезе этот листок можно заметить, однако он еще так тонок, что кажется, будто бы в спинном канале невскрытого эмбриона содержится только одна жидкость. Если эмбрион оставить на несколько часов в холодной воде, то этот зернистый слой делается много заметнее, и теперь можно заметить также и снаружи в мозговых камерах темный зернистый налет, совсем похожий по виду на шлиф матового стекла.

Я много занимался вопросом: не состоит ли эта закладка центральной части нервной системы из двух отдельных листков, которые лишь позже срастаются между собой.? Я должен высказаться против общепринятого мнения по этому вопросу. Мне часто удавалось вынимать из поперечных срезов эмбрионов второй половины второго дня, и еще чаще — у трехдневных эмбрионов, нежный спинной мозг, и если это удавалось без раздавливания и разрыва, то спинной мозг всегда выглядел, как замкнутый, сжатый с боков канал. Кверху стенка канала очень тонка, такова же она первоначально книзу, где она все же скоро становится толще. С боков стенка, однако, толще, темнее, зернистее, и эта преобладающая толщина боковых стенок все увеличивается, так что во всяком случае можно сказать, что этот полый цилиндр состоит из двух первоначально соединенных половин, которые мы впоследствии назовем листками спинного мозга. Нервный слой, который одевает изнутри мозговые камеры, на второй день к а ж е т с я на первый

взгляд, действительно, разделенным в верхней части, потому что стенка камер, при рассмотрении сверху, совершенно прозрачна; это представление кажется еще более очевидным потому, что по средней линии верхней сводчатой выпуклости пробегает темная полоска. Однако более детальное изучение показывает, что эта полоска — еще не исчезнувший шов спинных пластинок, и если эмбрион оставить лежать в воде более длительный срок, и темнозернистый слой станет заметнее, как это было отмечено выше, то ясно становится видно, что мозговые камеры и сверху одеты этим темным слоем, даже та область, где позже должна возникнуть четвертая мозговая полость. Таким образом, я считаю мозг пузырем, разделенным на много камер, сверху вполне закрытым, и высказываю это мнение только после очень тщательных, многократно повторенных исследований, подтвержденных не только на птичьих яйцах. Вместе с тем надо обратить внимание на одно очень существенное обстоятельство. Центральная часть нервной системы содержит на второй день не только собственно-нервное вещество, но также неотделимую оболочку его. Я никак не могу согласиться с утверждением, что виденное мною на второй день по средней линии тела является лишь плотной мозговой оболочкой и что из нее или на ней лишь позже образуется нервное вещество; повидимому, то, что лежит в середине, скорее является тем же самым, что образует и боковые части, и отсюда и отделяется оболочка для головного и спинного мозга. Ибо как раз на срединной линии, как бы тонок здесь ни был листок, я всегда замечал еще зернышки, которые считал за настоящие нервные шарики.

Что касается внешней формы центральной части нервной системы, то спинной мозг, как я уже отмечал, является сжатой с боков трубкой с относительно большой полостью, содержащей жидкость. Продолговатый мозг есть непосредственное, понемногу расширяющееся продолжение этой полости, в которой область для будущего мозжечка немного отграничена. Четверохолмие образует камеру перед ним. До этого места

головной мозг лежит на одной прямой линии со спинным мозгом. Лишь камера, которая обнаружилась раньше всех, находившаяся в самом переднем конце, — та, из которой возникают глаза, помещается перед головкой позвоночника; т. к. последний загнут здесь вниз, то она находится ниже остального мозга.

Если исследовать толщу мозговой стенки, то видно, что в верхней сводчатой части она очень незначительна, однако книзу увеличивается, так что нижний край каждой половины в передней части мозга имеет вид утолщенной нити. Эта нить, в будущем ножка большого мозга, огибает головку спинной струны и заканчивается здесь в основании черепа удлинением, идущим вниз и превращающимся в воронку. Это и есть, вероятно, истинное первичное окончание центральной части нервной системы и загнутый конец первой из возникших камер. Но перед этой камерой (к концу второго дня) лежит еще другая, разделенная срединным углублением. После того, как я долго не мог ориентироваться в вопросе, я теперь считаю, что та передняя двойная камера развилась из тех двух образований, о которых в начале второго дня я упоминал (§ 2, d), и образует полушария. Значит, полушария развиваются лишь позже, из камеры, которая первоначально была самой первой и которая охватывает воронку и передний загнутый конец мозговых ножек с их листовидным верхним расширением.

b. Зрительные нервы.

Канал от мозга к глазу также выстлан тонким слоем нервного вещества и, таким образом, и зрительный нерв первоначально является полым и непосредственным продолжением мозга.

c. Ухо и слуховые нервы.

Так же, как в первую половину второго дня, из передней камеры вырастает глаз, во вторую половину дня появляется из продолговатого мозга ухо — в виде полого, выстланного нервным веществом цилиндра, несколько поднимающего в этом месте спинную пластинку. Это выпячивание не заканчивается, однако, сферически, как глаз, но, как кажется, его внешняя поверхность несколько вогнута. Во всяком случае

передний край выступа не выдается больше, чем задний. Выстилка из нервного вещества образует слуховой нерв.

Других нервов я не наблюдал.

Образование кровеносной системы я не имел возможность проследить во всех отдельных моментах. По Пандеру под серозным листком образуются темные островки, состоящие из маленьких шариков. На 20-м часу эти островки якобы снова исчезают и вся поверхность равномерно заполняется шариками. Последние снова собираются в островки, которые сначала принимают желтоватую окраску, затем постепенно становятся красными и являются описанными Вольфом кровяными островками. Эти островки удлиняются, становятся у́же, смыкаются своими концами и образуют красноватую сеть с прозрачными промежутками. Так возникают нежные потоки красноватых шариков, которые соответственно с их различной толщиной образуют стволы и ветви. Пространство между этими потоками тем временем заполняется нежной оболочкой. р. Образование крови.

По поводу кровообразования я могу лишь сказать, что в сосудистом листке в первый день образуются пузырьки, сдерживаемые образовательной тканью, несколько позже появляются темные зерна, затем между этими зернами образуются разрывы, которые охватывают эти зерна наподобие петель. Эти зерна, охваченные такими петлями, Пандер и называет островками. В сосудах вскоре обнаруживается движение, которое, однако, я мог видеть только в прозрачном плодовом теле, так как сосудистое поле слишком темно, чтобы в нем можно было различить столь нежные потоки. В сосудистом поле скорее заметно скопление большого количества жидкости, которая потом краснеет и для невооруженного глаза кажется каплями крови; я видел в сосудистом поле кровяные островки уже в то время, когда в плодовом поле я еще не мог обнаружить никакого движения. Напротив, вещество, которое в плодовом поле сперва течет, не окрашено, и в нем не образуется никаких *красных* кровяных капелек. Мне даже казалось, что сначала обнаруживается движение сердца, несколько позже —

движение в сосудах плодового поля и под конец — течение красной крови из сосудистого поля. Во всяком случае, несомненно, что в сердце за несколько часов движется совсем светлая жидкость, которая не потому кажется неокрашенной, что ее слишком мало, так как в это время уже имеются красные или по крайней мере желтые кровяные островки в плодовом поле, которые по размерам меньше, чем сердце. Не без больших сомнений я сообщаю вышеописанный результат моих доселе проведенных исследований, так как он нисколько не соответствует моим предположениям. Мне казалось гораздо более вероятным, что сердце прежде всего будет обеспечено кровью путем ее притока из зародышевой оболочки. Поэтому нужны повторные исследования, так как изучение кровообразования у теплокровных животных крайне затруднительно, и только очень многочисленные наблюдения могут дать достаточно большое число отдельных удачных моментов, из которых может быть составлена достаточно полная и обоснованная история образования крови. Даже движение крови без каналов, о котором так много говорилось, показалось мне на цыпленке не вполне доказуемым, так как сколько бы я ни рассматривал движение жидкости в прозрачном плодовом поле, всякий раз я обнаруживал там чрезвычайно нежную тень по обоим сторонам потока, которая все же обнаруживает, что кровь движется по определенному руслу, если даже оно является только границей соседней образовательной ткани. Напротив, на зародышах ящерицы, у которых кровообращение можно наблюдать часами, я определенно видел, что от мозговой артерии отходит семь-восемь тонких потоков, проходящих по поверхности мозга, и в зависимости от того, будет ли очередной толчок сердца сильнее или слабее, оба задних потока движутся то ближе, то дальше от переднего потока; это решительно доказывает, что здесь кровь прогоняется через полужидкую образовательную ткань без предначертанного пути.

q. Образование сердца.

Переходим к образованию сердца и стволов сосудов. Я полагаю, что развитие сердца я проследил очень полно. Как

кажется, в средине второго дня темная масса, сосредоточенная в нижней замкнутой части эмбриона, исчезает, причем этот участок становится светлым. Если передний конец тела исследовать сбоку, то можно обнаружить более значительный выступ вниз, следовательно, не уменьшение, а увеличение объема. Затем очень скоро можно заметить пульсацию и увидеть стенки сердца. Образование сосудов из темной сосредоточенной массы видно уже из того, что отроги этой массы, внешние концы которых сделались светлыми, являются отрогами сердца. Самая ранняя форма сердца, какую мне довелось наблюдать, была следующая. Сзади, непосредственно у складки слизистого листка, сердце возникало в виде двух отрогов, которые вначале казались полыми и неопределенно терялись по сторонам в зародышевой оболочке, не принимая в себя сосудов, не имея открытых отверстий и будучи ограничены еще не разжиженной зернистой массой. Из угла, образованного слиянием этих отрогов, отделялся по направлению кпереди совсем светлый канал, не прямой, но неправильно изогнутый, так как пространство было для него, повидимому, слишком недостаточное. Спереди этот канал немного суживался и распадался на два весьма тонких и нежных, я бы сказал, скорее намеченных, чем сформированных отрога. Эти передние отроги немного расходились в стороны и вместе с тем вперед и вверх, как будто стремясь достичь спинной поверхности ротовой полости; но они, повидимому, терялись без определенных границ в образовательной ткани, покрывающей снизу позвоночник, не достигнув последнего. В сердце находилась совсем светлая жидкость, которая передвигалась путем пульсации. Движение в сердечном канале было ундулирующее, направленное сзади наперед; вместо длинного описания это лучше пояснить сравнением, сказав, что такой род движения имеет большое сходство с движением крови в спинном сосуде насекомых, как его можно уже снаружи наблюдать у личинок жука-носорога. Именно в то время, как сократительная волна пробегает сзади наперед, было ясно видно, что находящаяся внутри кровь,

еще до того как сокращение достигло противоположного конца, снова отходила обратно; этот способ передвижения вызывает споры о том, происходит ли движение крови в сердце насекомых спереди — назад, или сзади — наперед, причем в замкнутом сосуде, или имеющем узкие выходы, захваченная сжатием масса крови прогоняется при сжатии сердца вперед, а прочая масса одновременно передвигается назад. Отсюда можно заключить, что на этой стадии развития сердце, если оно не вполне развито, еще мало гонит кровь. Я не мог также открыть в прозрачном плодовом теле какого-либо движения крови по направлению к сердцу. В сосудистом поле еще не было видно никакого ясного скопления шариков, наполняющих островки. Сердце расположено в это время непосредственно под будущей головой, тогда как закладка продолговатого мозга отодвинута назад, как мы это отметили, до той области, где зародышевая оболочка загибается вниз. Задние отроги сердца лежат как раз в этом изгибе. Таким образом сердце и мозг одинаково далеко отодвинуты назад. Выступающие от сердца передние отроги его достигают головки спинной струны, и, следовательно, спереди мозг очень немного выдается над сердцем. В этом положении сердце с обоих сторон охвачено передними частями обоих брюшных пластинок. Оно кажется очень сжатым в занятом им пространстве и именно поэтому имеет извитую форму. При дальнейшем развитии сердце, как клин, раздвигает обе брюшные пластинки и выдается вниз наподобие грыжи. Изгибы сердечного канала быстро превращаются в постоянный изгиб, который теперь обращен своею выпуклостью направо и одновременно, и даже в большей степени, вниз. Лишь самые передние концы брюшных пластинок, которые, действительно, были срощены, остаются соединенными. За этим местом пространство между брюшными пластинками заполнено только зародышевой оболочкой, и притом только лишь передняя половина сердца покрыта серозным листком; задняя половина сердца лежит между серозным и слизистым листками, так как загиб серозного листка не простирается так далеко назад. Но все

сердце покрыто головной шапочкой, если мы будем измерять ее по серозному листку (рис. IV).

Выступающее таким образом сердце гораздо заметнее, чем раньше. Его содержимое вначале еще вовсе не окрашено. Движения в нем в вышеописанном порядке я наблюдал очень отчетливо, примерно в течение двух-трех часов. Они более не ундулируют, но происходят почти одновременно по всей длине, и действительно прогоняют содержимое спереди назад, воспринимая кровь из вен, вступающих в боковые углы сердца. После каждого выталкивания крови наступает момент покоя. Затем сердце вытягивается по всей своей длине и медленным движением как бы втягивает в себя кровь из вен. За этим следует короткое сокращение. Так как сердце в это время выпячивается в виде простой дуги, то движения его напоминают очень медленный вдох с коротким выдохом. Эти движения производят впечатление, как будто бы восприятие крови является первичным и обусловливающим процессом, а выталкивание — вторичным.

г. Образование аорты.

Оба канала, выступающие из переднего конца сердца, в это время уже вполне ясно сформированы. Они идут, охватывая ротовую полость, до ее покрытия, т. е. до изогнутой поверхности позвоночника, и изгибаются здесь кверху к передней границе внутренней полости тела, идут далее по нижней поверхности позвоночника и, вероятно, соединяются после того, как в течение некоторого времени были разъединены; этого, впрочем, пока еще нельзя доказать, так как, проходя под позвоночником, они как будто теряют стенки, а содержимое их слишком прозрачно, чтобы проследить за ним; однако их слияние еще до конца второго дня может быть ясно установлено. Согласно указанному, представляется вероятным, что из обоих этих сосудов постепенно возникает аорта, после того, как кровь некоторое время теряется без определенного пути в образовательной ткани. По крайней мере я не мог на упомянутой ступени развития обнаружить у плода никаких артерий. Если проследить, как поток крови устремляется к перед-

нему концу мозга, как кровь пробивает себе дорогу вдоль основания черепа и по нижней поверхности позвоночника, то, повидимому, из этого наблюдения непосредственно вытекает, что кровь привлекается передним концом нервной системы и отталкивается к заднему концу последней.

з. Дальнейшее развитие сердца.

Преобразование, которое претерпевает сердце до конца второго дня или до полного завершения первого кругооборота крови, которым мы заканчиваем первый период, заключается в том, что его изгиб увеличивается, причем оно еще больше выступает между передними концами брюшных пластинок. Вместе с тем оба конца его немного сближаются. Передний конец отступает назад. Передняя пара выступающих артериальных дуг теперь легко различима: она поднимается до покрова ротовой полости, следовательно, не загибается сразу вокруг пищеварительной полости, но направляется сначала кпереди, причем передний конец сердца, который будет прилежать к корню аорты, отступает назад. Кроме того, в третьей четверти второго дня обнаруживается на сосудистой дуге еще вторая задняя пара сосудов, которая, выходя из сердца позади первой пары, огибается вокруг начальной части пищеварительной полости и, становясь при этом столь же нежной, как и предыдущая пара, исчезает в направлении кверху. В конце второго дня образуется, повидимому, тем же способом третья дуга позади второй. Увеличивающаяся кривизна сердца в конце второго дня направлена своим изгибом не только вниз, но и очень заметно в правую сторону. Схождение вен, обозначенное уже яснее, лежит, примерно, в средине тела. Отсюда начинается возникающий от их соединения общий сердечный канал, идущий сначала немного влево, значительно сгибающийся затем направо, одновременно направляясь сперва вниз, а потом кверху, а по общему протяжению — сзади наперед. Сердце образует, следовательно, выпячивание, выступающее вниз и налево, и Пандер совершенно неверно приписывает сердцу изгиб влево: изгиб заднего конца влево меньше, чем изгиб вправо, и первый уже вначале следующего дня совершенно

исчезает. Еще в конце второго дня сердце, в сущности, еще не разделено, а между тем можно все же по внешней его форме уже заметить следы такого разграничения на камеры и в отношении венозной части, и в отношении артериальной части. Но так как более ясное разделение сердца принадлежит последующему периоду, то мы сообщим позднее, как это происходит. Кроме того, в передней части сердца видна темная линия, значение которой также станет понятным лишь позднее.

t. Образование остальных частей сосудистой системы.

Остальные части сосудистой системы при своем первоначальном образовании имеют следующий вид. Из двух темных полукружий, которые ограничивают сосудистое поле от желточного, образуется большое кровевместилище, которое наряду с сердцем является самым большим вместилищем для крови. Так как обе дуги образуют круг, который кпереди имеет заметную выемку, а иногда еще и позади, но менее глубокую, то сосуд является кольцевидным образованием, слагающимся из двух полушарий. Каждая дуга сзади тоньше, а кпереди толще. Этот кровяной круг (sinus terminalis) долгое время не имеет собственных стенок, являясь лишь простою щелью между серозным и слизистым листками; однако неверно, что он никогда не получает собственных стенок — напротив, в конце второго периода его стенку можно обнаружить, отделив серозный листок. В этот более поздний период кровяной круг получил название «пограничной вены» (vena terminalis). В этом кровяном круге ранее всего можно наблюдать красную кровь. Притекающая кровь воспринимается срединой каждого полукруга по мере того, как кровь доставляется концевыми разветвлениями артерий. Кровь направляется от средины каждой дуги вперед более сильным потоком, а более слабым потоком — назад. На переднем конце отходит от кровяного круга множество сосудов, которые собираются вместе и в виде одного ствола или в виде двух стволов достигают эмбриона. Указанное различие не связано со степенью развития, но встречается на всех периодах развития до исчезновения указанного кровяного круга. Если налицо имеются два венозных ствола,

то каждый из них входит в один из отрогов сердца. А если имеется только один венозный ствол, то он впадает в левый отрог сердца; однако правый отрог также не остается без вены. А именно, с правой стороны отходит от сосудистого поля небольшая вена, которая своими тончайшими разветвлениями стоит, вероятно, в связи с кровяным кругом, но не выходит из него в виде ствола. Таким образом, одна вена или пара передних вен спускаются вниз к эмбриону, а кроме того, из нижней части сосудистого поля отходит восходящая вена, которая развивается позже и, поднимаясь отвесно кверху, впадает в левый отрог сердца. Оба эти отрога вообще являются не чем иным, как двойными венозными стволиками, которые вводят всю кровь в сердце. Последняя проходит через сердце благодаря его пульсации в две или в три пары сосудистых дуг, движется через них к нижней поверхности позвоночника и далее течет по двум рукавам, которые, наконец, сливаются над пищевым каналом в один ствол. Это — ствол аорты, который скоро снова делится на две ветви, последние тянутся к заднему концу тела эмбриона, располагаясь довольно близко одна от другой. Но на полпути они отдают в обе стороны почти под прямыми углами по ветви, гораздо более мощной, чем продолжение данного сосуда; эти ветви распадаются на более тонкие сосуды и своими концевыми отростками достигают до кровяного круга.

Так как сердце является каналом, еще почти не разделенным на отделы, то пульсация его вначале также оказывается непрерывной по всей длине сердечной полости, через артерии, вплоть до кровяного круга. К концу дня, когда сердце более искривляется, единство пульсации становится менее заметным.

u. Головная шапочка.

Тем временем изменяется также и покрытие сердца. Складка серозного листка, которая в первой половине второго дня казалась остановившейся в своем росте, тогда как складки других листков развивались дальше, почему серозный листок спустя 36 часов прикрывал лишь часть сердца, в последнюю четверть дня стала разрастаться; в конце этого периода почти

все сердце получило сумку из серозного листка и лежит в складке между серозным и слизистым листками.

v. Хвостовая шапочка; отшнуровывание эмбриона.

Мы проследили все изменения за исключением изменений нервной и сосудистой системы, только до средины данного дня; нам остается еще вкратце отметить, что головная шапочка, как сказано выше, со всеми ее слоями продолжает удлиняться кзади. При этом она углубляется вниз, тогда как раньше лежала почти плоско. В конце этого дня на противоположном конце зародыша образуется также хвостовая шапочка. При этом хвостовой конец не только вырастает за пределы соединения эмбриона с зародышевой оболочкой, но последняя образует такую же складку, как раньше на переднем конце; однако в конце второго дня хвостовая шапочка еще приблизительно так же коротка, как головная шапочка в конце первого дня. Одновременно в задней части возникает образованная слизистым листком ямка — задний конец пищевого канала зародыша. Вместе с тем брюшные пластинки несколько опускаются, так что отшнуровывание эмбриона от зародышевой оболочки развивается уже со всех сторон.

w. Общая форма эмбриона.

По форме эмбрион, согласно данному нами описанию, напоминает теперь перевернутый башмак, а не перевернутую лодку, потому что его передний конец на значительном протяжении замкнут, задний конец также замкнут на небольшом расстоянии, а боковые стенки завернуты вниз.

x. Разделение листков в брюшных пластинках.

Полноты ради надо еще добавить, что в боковых частях эмбриона начинается расщепление листков, и что от передней границы головной шапочки отходит кверху складка (§ 5, g). Значение этих обоих явлений будет, однако, понятно лишь на третий день.

y. Закладка рта.

После средины второго дня можно усмотреть позади согнутого конца спинной струны на внутренней поверхности темную дугообразную линию. Это — своего рода рубец, но только в обратном значении. Именно по этой дугообразной линии передний конец брюшных пластинок все более истончается,

чтобы в начале следующего дня совсем прорваться, образуя ротовое отверстие.

z. Искривление эмбриона.

Искривление эмбриона в первую половину данного дня мало выражено, но во вторую половину головной конец так загибается, что полость четверохолмия оказывается на самом переднем конце эмбриона.

aa. Изменение формы плодового поля.

Плодовое поле уже в начале этого дня принимает бисквитообразную форму, причем при образовании головной шапочки часть передней половины поля прилегает к эмбриону, отчего эта передняя половина кажется у́же, чем была раньше.

bb. Галоны исчезают.

В начале дня галоны получают извилистую форму и в конце концов исчезают совершенно вследствие увеличения количества жидкости под зародышем.

§ 3

Общий характер первого периода развития

История первого периода развития показывает, что эмбрион — это часть зародыша, пробужденного к более высокой самостоятельности, и что по мере развития этой самостоятельности выступает на сцену тип позвоночного животного, для которого характерно развитие вверх и вниз от одного общего ствола; наконец, что в анимальной части обнаруживается членистость, характерная для типа членистых животных.[37]

ВТОРОЙ ПЕРИОД

§ 4

Предварительное замечание

Второй период характеризуется кровообращением в желточных сосудах, без наличия кровообращения в сосудах мочевого мешка, которое подготовляется лишь в конце этого периода так же, как в конце первого периода было подготовлено кровообращение через желточные сосуды. Граница между вторым и третьим периодами еще менее точно определена, чем между первым и вторым.

Однако кажется, что самая естественная граница падает на тот момент, когда мочевой мешок настолько далеко выпятился, что достиг скорлуповой оболочки и потому может выполнять функцию дыхания. Согласно этому подразделению второй период охватывает третий, четвертый и пятый дни.

В это время эмбрион находится в более оживленном взаимодействии с зародышевым диском, чем раньше, когда он только что начал от него отграничиваться. Это изолирование продолжается и во втором периоде и пространственно выражается в отшнуровывании эмбриона, т. е. в усиленной форме отграничения и завертывания эмбриона в оболочки.

§ 5

Третий день

a. Общий характер.

По мере того, как во время второго периода продолжается начавшееся уже в первый период отшнуровывание эмбриона от зародышевого диска, осуществляется образование груди и нижней части тела, а также брыжейки и кишечника.

Создание этих частей проистекает лишь из одной особой модификации отшнуровывания, обнаруживающейся уже в конце второго дня, но действие которой становится заметным лишь на третий день, поэтому теперь в общей связи мы ее и рассмотрим.

b. Нижняя половина тела. Брюшная сторона.

Предварительно мы только еще заметим, что грудная и брюшная полости по способу своего образования не отличаются друг от друга, но образуются совместно с помощью брюшных пластинок. Поскольку у эмбриона они еще больше, чем у взрослой птицы, образуют одну непрерывную полость, лежащую под туловищной частью позвоночника, то мы будем их обе объединять под названием «брюшная полость», а в ней различать грудную область и область нижней части тела. А так как брюшные пластинки охватывают также и шею, являющуюся первоначально полой, то и полость шеи не отделена от брюшной полости. Лишь позже ее полость исчезает, когда сердце отступает назад.

c. Расщепление в брюшных пластинках.

Брюшные пластинки в конце первого периода находились еще почти в плоскости зародышевой оболочки, однако были уже по нижней поверхности вогнутыми, располагаясь своим наружным краем ниже, чем внутренним. С окончания второго дня вогнутость нижней поверхности эмбриона быстро возрастает, причем брюшные пластинки своим наружным краем все более склоняются вниз. Одновременно внутри брюшных пластинок происходит разъединение. Это разъединение заключается в том, что во всю ширину брюшных пластинок вплоть до внутреннего края верхний слой отделяется от нижнего. И так как этот внутренний край достигает ствола позво-

ночника, то и расслоение брюшных пластинок доходит до края нижней поверхности позвоночника. Происходит оно очень быстро, и нижний слой при этом увеличивается, вследствие чего он вынужден выгибаться, в то время как между обоими слоями выделяется немного жидкости. Неизбежным следствием выгиба вниз, или, скорее, сопровождающим его явлением будет то обстоятельство, что на краю позвоночника внутренний край освободившегося нижнего слоя, поскольку последний остается здесь прикрепленным, располагается все более отвесно. И так как установившийся отвесно край притом утолщается, то он естественно кажется при рассматривании сверху или снизу лишь в виде темной полосы, в то время как все прочие части нижнего слоя являются почти прозрачным. Отсюда легко понять, почему может казаться, что отличающийся своей толщиной отвесный край, если не учитывать его перехода в более прозрачную выпуклую нижнюю часть, будто бы вырос из боковых краев позвоночника. Этим ведь выражением иногда пользовался Вольф, чтобы представить дело нагляднее; однако он так разносторонне и обстоятельно описал всю метаморфозу, так же как переход этих листков в нижний выпуклый слой зародышевой оболочки (Вольфов ложный амнион), что упомянутое выражение не могло дать повода к недоразумениям. Метаморфозу, которую мы начали изображать, Вольф описал с такой верностью и полнотой, которая не допускает никаких существенных неправильностей. К сожалению, он пользовался, однако, рядом обозначений, которые не вполне подходят к предмету, и потому мог привести к ложным представлениям. Так, борозда, которую Вольф называет кишечной бороздой, вовсе не имеет к кишечному каналу прямого отношения, а является промежутком между обоими позже замкнутыми листками брыжейки. К этому присоединяются еще его многочисленные повторения, которые больше путают, чем выясняют. Сам Пандер, видимо, остался в сомнении по поводу как Вольфова описания, так и настоящего хода вещей (Beiträge zur Entwickelungsgeschichte, стр. 22).

Поэтому я особенно позаботился о том, чтобы точно проследить способ образования брыжейки и кишечника, и могу, как результат этих стараний, заверить, что Вольфово изложение страдает только неполнотой, поскольку он не отличает слизистого листка от сосудистого. Если же добавить это различение, благодаря которому Пандер пролил свет на всю историю развития, то все отдельные указания Вольфа остаются верными.

Чтобы лучше понять эту метаморфозу, мы предварительно бросим еще один взгляд на состояние эмбриона до ее начала. В эмбрионе мы имеем среднюю часть и две боковые части. Последние являются брюшными пластинками, средняя же часть вверху состоит из сросшихся спинных пластинок, которые уже окружают спинной мозг. Под ними лежит спинная струна, окруженная своим футляром из неоформленной, не вполне рыхлой, примыкающей к основанию спинных пластинок образовательной ткани, как основа будущего позвоночника. Дальше вниз находится аорта, окруженная прозрачной, рыхлой, слабо связанной с нижней поверхностью позвоночника массой образовательной ткани. Если теперь коснуться первоначальных слоев зародышевой оболочки, которые все пошли на образование эмбриона, то слизистый листок еще можно обнаружить в виде очень тонкого слоя на всей нижней поверхности средней части эмбриона и при должной осторожности и опытности легко отделить, поскольку он везде прикрепляется с помощью небольшого количества образовательного вещества. Аорта с окружающей ее светлой массой, которая занимает нижнюю половину ствола, принадлежит, очевидно, к сосудистому листку. В боковых частях или брюшных пластинках, пока они лежат горизонтально, никакого ясного расслоения не обнаруживается. Однако в то время, когда они в конце второго дня загибаются вниз, в них происходит вышеупомянутое расщепление на верхний и нижний слои. [38] В нижнем пласте снова ясно обнаруживаются два слоя, которые однако постоянно остаются прикрепленными друг к другу.

Нижний представляет собой слизистый листок; верхний толще, прозрачнее, содержит кровеносные сосуды, и отныне будет нами рассматриваться как собственно сосудистый листок, так как он продолжается в сосудистый листок сосудистого поля, хотя мы еще должны принять во внимание, что наблюдением не установлено, не происходит ли собственно брюшная пластинка также из первоначального сосудистого листка (первого времени).

В верхнем пласте также обнаруживаются теперь два слоя, которые еще теснее сближены, чем таковые нижнего пласта. Серозный листок несколько обособился, как поверхностный слой, от толстой, вначале складчатой, но вскоре растянутой в виде слегка выпуклой пластинки темной образовательной ткани. Последняя является с о б с т в е н н о б р ю ш н о й п л а с т и н к о й, из которой создаются фиброзная система, кости, мышцы и нервы брюшных стенок (включая грудные и шейные стенки). Они, следовательно, образуют совместно со спинными пластинками анимальную часть туловища, тогда как отделившийся нижний пласт дает вегетативную часть. Это расщепление есть разделение на анимальную и вегетативную части тела. Это разделение, наступающее в конце второго дня в боковых частях, является в сущности лишь продолжением разделения, замеченного уже раньше в головной складке. Оно быстро развивается в течение третьего дня, так что вскоре нижний пласт сильно выпячивается снизу.

Это расщепление есть разделение на анимальную и вегетативную часть тела.

Выпуклость эта увеличивается еще тем, что собственно брюшные пластинки при исчезновении их складчатости загибают свой нижний край книзу и внутрь. Но так как под позвоночником сосудистый листок не отделяется, то выпуклость, обращенная вниз, имеет в середине глубокую желобовидную впадину, которую Вольф называет «устьем ложного амниона», причем выгнутая вниз часть зародышевой оболочки, поскольку она до известной степени обволакивает эмбрион снизу, именуется у него ложным амнионом. Но в это время, согласно сказанному, обволакивается не весь эмбрион, так как нижняя поверхность позвоночника

Путем этого разделения происходит шапочка или ложный амнион Вольфа.

остается не покрытой, и ложный амнион можно было бы описывать как состоящий из двух сводов, если бы оба не сливались спереди и сзади. Именно оба свода переходят спереди в головную складку, а сзади — в хвостовую, что так и должно происходить, так как оба чехлика ведь являются не чем иным, как частями зародышевой оболочки, которые снизу прикрывают части эмбриона; таким образом, совершенно ясно, что образование головной и хвостовой складок является началом той метаморфозы, которая становится теперь всеобщей и ведет к обволакиванию всего эмбриона, за исключением позвоночника. Поэтому с полным правом можно боковые части назвать «боковыми складками» или «шапочками». Головная, хвостовая и боковые складки являются отдельными участками ложного амниона или о д н о й о б щ е й с к л а д к и. Этим, именно, названием обозначаем мы весь свод нижнего слоя зародышевой оболочки, который Вольф называет «ложным амнионом». Это последнее название кроме того употреблено Пандером для совершенно других целей. Рис. VI показывает нам головную и хвостовую складки, как части общей складки, в продольном разрезе, а рис. 6′ и 6″ — боковые складки в поперечном разрезе.

d. Брыжеечные пластинки.

Мы уже отмечали, что внутренний край отделившегося нижнего пласта брюшных пластинок вскоре становится отвесно и утолщается. Утолщенная часть обособляется от смежных частей путем образования все более заметных угловатых перегибов, путем верхнего перегиба (рис. 6′) от нижней поверхности позвоночника, путем нижнего перегиба (или валика по Вольфу) (там же, *i*) — от неутолщенного, а потому еще более выгнутого участка сосудистого листка. Утолщенная полоска между обоими перегибами является не чем иным, как б р ы ж е е ч н о й п л а с т и н к о й. Именно довольно быстро происходит заострение нижних перегибов обеих сторон и вместе с тем их смещение по направлению друг к другу, пока они не сойдутся. Но до того как они сошлись, брыжеечные пластинки образуют с нижней поверхностью позвоноч-

ника, покрытого еще не отделившейся частью сосудистого листка, полуканал. Его-то Вольф и называет кишечным желобом; очевидно он представляет не что иное, как дальнейшее развитие его отверстия ложного амниона. Соединение обоих нижних углов отвечает тому, что Вольф называет «швом». Однако Вольф ошибается, когда он полагает, что перед образованием шва брыжеечный просвет (его кишечный жолоб) совершенно открыт, и эта его ошибка вызвана тем, что Вольф не обратил внимания на слизистый листок. Этот листок прилегает к позвоночнику лишь до тех пор, пока брыжеечные пластинки еще не стоят отвесно. Но как скоро они станут отвесно, нежная связующая масса между слизистым листком и прочими слоями в середине зародыша становится все рыхлее, вследствие чего слизистый листок отстает. Когда же теперь нижние перегибы брыжеечных листков сближаются, то они вдвигаются под слизистым листком и отделяют его все больше от позвоночника, так что после образования шва никакой части слизистого листка в замкнувшемся теперь шве не содержится, но весь слизистый листок оказывается оттесненным последним. Из этого следует, что пока брыжеечные пластинки еще не стоят отвесно, полуканал между ними действительно полностью открыт книзу, сверху же выстлан слизистой оболочкой; но когда нижние края или перегибы брыжеечных пластинок сближаются, то полуканал оказывается уже не открытым, а затянутым оттесненным очень тонким слизистым листком. Далее, отсюда явствует, что когда после образования шва просвет полностью замыкается, он оказывается со всех сторон охваченным только сосудистым листком. Следовательно, этот канал в брыжейке образуется сосудистым листком таким же путем, как вверху канал для спинного мозга через срастание спинных пластинок. Просвет в брыжейке имеет трехстороннюю форму; одно ребро обращено вниз ко шву, две плоскости по бокам — к брыжеечным пластинкам, а третья наверху — к той части сосудистой оболочки, которая остается прикрепленной к позвоночнику. Просвет

довольно долго остается незаполненным, по крайней мере в течение всего третьего дня, но все время изменяется, увеличиваясь в ширину и убывая в высоту, пока и вовсе не исчезнет. Дело в том, что верхние края обоих брыжеечных пластинок не смещаются, сдерживаясь образованием Вольфовых тел, о которых речь будет ниже, а так как зародыш становится все шире, то верхняя поверхность должна увеличиваться. Напротив, брыжеечные пластинки, с момента образования шва, сдвигаются все ближе друг к другу, причем они увеличиваются в отвесном направлении, так что во второй половине третьего дня эти пластинки в середине тела имеют уже заметную высоту и, следовательно, образуют уже несомненную брыжейку.

Этот способ образования брыжейки не только вполне соответствует ее строению у взрослых животных, так что уже этим одним он становится понятным, но он также столь много раз наблюдался мною в разные отдельные моменты, что относительно него не может быть ни малейшего сомнения. То обстоятельство, что изменение происходит не одновременно по всей длине зародыша, очень облегчает исследование отдельных переходов. Так, процесс срастания, т. е. образование шва, происходит постепенно спереди назад, так что до середины третьего дня шов в заднем участке зародыша еще не образован, тогда как в средней части зародыша он уже имеется, а в передней наблюдается даже немного брыжейки. После же срастания брыжеечных пластинок по всей их длине рост брыжейки несколько позади середины туловища происходит много быстрее, чем в остальных местах. Если в первой половине третьего дня проследить брыжеечные пластинки наперед до уже замкнутой части тела, то обнаруживается, что здесь над уже образованной частью пищевого канала имеется такая же, очень короткая брыжейка, которая прекращается лишь на самом переднем конце пищевого канала; далее, что пластинки брыжейки, после того, как они образовали шов, расступаются книзу, охватывают образованный из слизистого листка передний отдел

пищевого канала, а ниже снова соединяются, так что, следовательно, уже сформированный пищевой канал состоит из внутренней трубки, образованной из слизистого листка, и наружной, получившейся из сосудистого листка. Отсюда видно, что эта самая передняя часть должна была возникнуть до этого тем же способом, который мы сейчас подробнее опишем для кишечника, где постепенные изменения удается лучше наблюдать.

е. Кишечные пластинки.

Мы, таким образом, снова возвращаемся к открытой части тела. До замыкания шва брыжейки слизистый листок ведет себя совершенно пассивно. Но как только оно произошло, он становится самостоятельным. А именно, после образования шва, с каждой стороны снова поднимается из горизонтальной плоскости в отвесную узкая полоска сосудистого листка совместно со слизистым. Обе полоски упираются своими верхними краями в шов или брыжейку, т. к. за это время шов растягивается в брыжейку, т. е. из линии становится плоскостью. Нижний край поднимающейся полоски переходит под углом в (относительно) горизонтальную плоскость боковых складок. Обе полоски на своей внутренней поверхности вогнуты, на внешней выпуклые и охватывают, таким образом, полуканал, являющийся открытым еще кишечником. Как раньше та часть сосудистых пластинок, которая отделилась для образования брыжеечных пластинок, тем больше утолщалась, чем более вертикально она располагалась, точно так же утолщается сверху вниз и вновь обособляющаяся часть; такое же утолщение, хотя и не совсем в такой же степени, имеется также и в слизистом листке и этим доказывает, что слизистый листок не остается безучастным в этой метаморфозе. Он даже кажется скорее определяющим ее. Мы будем теперь называть обе эти полоски «кишечными пластинками» и обращаем внимание на то, что они одновременно состоят из слизистого и из сосудистого листков. Кишечные пластинки все больше сближаются книзу и с середины третьего дня образуют этим путем довольно глубокий жолоб. Мы называем его «кишечным жолобом», т. к.

он составляет не замкнувшуюся часть кишечного или пищевого канала. Все, казалось бы, говорит о том, что жолоб по всей длине скоро замкнется с помощью шва. Однако превращение полуканала в замкнутую трубку совершается лишь постепенно и не посредством срединного шва, а таким образом, что от обоих концов происходит удлинение уже закрывшихся начальных и конечных частей пищевого канала к середине.

В то время как зародышевая оболочка выпячивается с боков по направлению к эмбриону, переходя своими внутренними частями в организацию последнего, то то же самое произошло уже раньше с обоих концов в продольном направлении, как показывают рис. IV, V и VI. Мы знаем, что в конце второго дня головная складка имела уже значительные размеры и что эмбрион своим задним концом вырос за пределы места своего прикрепления к зародышевому диску, так что при рассматривании снизу задний конец позвоночника уже был немного закрыт изгибом зародышевых листков. Теперь место этого заднего перегиба смещается в течение третьего дня все больше вперед. Также смещается все более назад и изгиб, который обозначает заднюю границу головного футляра. Благодаря передвижению обоих изгибов, внутрь заходит все больше участков сосудистого и слизистого листков, входя через это загибание непосредственно в состав пищевого канала. Замкнутые уже трубкообразные части открытыми устьями переходят, естественно, в еще не замкнутую среднюю часть или кишечный жолоб. Стенки замкнутых концов пищевого канала, однако. здесь не заканчиваются, но загибаются во всех направлениях в складку и в зачатковую оболочку как непосредственное ее продолжение. Только своей верхней стенкой переходят они непосредственно друг в друга через кишечный жолоб. Вход в прямую кишку в течение третьего дня очень широк, сама же прямая кишка в первую половину третьего дня представляет собой лишь широкую и глубокую ямку, похожую по форме на полость глотки второго дня развития. В конце третьего дня прямая кишка имеет вид еще широкой,

слегка согнутой воронки, тупой конец которой почти достигает конца позвоночника и здесь, несомненно, замкнут, поскольку нет еще и следа заднепроходного отверстия. Так как выдающийся за место соединения с желтком и утонченный задний конец эмбриона загибается книзу наподобие короткого хвоста, то кажется, что кишечный канал вдается в хвост; в сущности же настоящего хвоста еще нет, и лишь начиная с четвертого дня он вырастает за прямую кишку, и только маленький кончик обнаруживается уже в конце третьего дня. Передний отдел пищевого канала в начале этого дня довольно широк и содержит только будущий пищевод. Та часть, которая образуется в середине этого дня, становится желудком, но по ширине едва превышает образующееся в конце того же дня начало двенадцатиперстной кишки. Только приблизительно одна треть всей длины пищевого канала еще имеет в конце третьего дня форму жолоба; эту несформировавшуюся часть Вольф называет средней кишкой. Однако она соответствует всей будущей тонкой кишке курицы.

f. Пищевой канал.

Если мы вместе с Вольфом изобразили образование замкнутых концов пищевого канала как втягивание внутрь головной и хвостовой пластинки, чтобы иметь возможность проследить отдельные моменты, то само собою разумеется, что это впячивание не следует представлять себе чисто механически, когда расположенные ранее в одной плоскости листы зародышевой оболочки вынуждены были затем сложиться в складки; скорее это впячивание сопряжено с органическим ростом, и с таким же правом можно сказать, что после определения концами спинной струны положения рта и порошицы оба конца пищевого канала были вытащены из нижних слоев одевающей желток зародышевой оболочки, так что желточный шар является общей средней частью обоих концов пищевого канала, в которую оба переходят. Но будет еще правильнее, если мы станем рассматривать образование кишечника вместе с предшествующим образованием брыжейки, равно как и сближение брюшных пластинок, как постепенное отшнуро-

вывание эмбриона от желтка и покрывающей его зародышевой оболочки, ибо соединение между обоими все более суживается вплоть до конца пятого дня, притом не только по отношению к растущему эмбриону (что можно было бы толковать просто как результат обрастания эмбриона), но также и абсолютно. В сущности же метаморфоза слагается из совокупности всех трех моментов. Что действительно происходит впячивание внутрь зародышевой оболочки, об этом свидетельствуют сосудистые стволы, места впадения которых все больше вовлекаются внутрь, так что, например, входящие венозные стволы, в начале третьего дня прямо направленные у самого заднего конца головной складки, в дальнейшем течении того же дня уже вынуждены пробегать внутрь вокруг заднего края головного футляра и, полностью прикрытые им, впадать вместе. Что одновременно с этим имеет место растягивание концов пищевого канала, видно из того, что уже образовавшиеся цилиндры, являющиеся первоначально широкими, затем, вытягиваясь, становятся тоньше и лишь позже и притом там, где они соприкасаются с еще невытянутой частью желтка, сами по себе растягиваются в более широкую полость. Отшнуровывание показывает, как уже упоминалось, что отверстие, которым сообщается желток с зародышем, становится абсолютно меньше; что эти отношения являются в основном господствующими, вытекает, несомненно, из того, что здесь участвуют все слои зародышевой оболочки и все связанные с ней части эмбриона, и притом одновременно со всех сторон как в продольном, так и в поперечном направлении. Поэтому на кишечнике не образуется никакого нижнего шва ни в слизистом и ни в сосудистом листке, а все происходит так, будто невидимая рука перетягивает место сообщения между эмбрионом, зародышевой оболочкой и желтком, причем все, что образуется кишкой, не возникает сначала из двух половинок, но сразу оказывается здесь целиком.

g. Обволакивание эмбриона общей складкой.

Это и есть то, что мы выше (§ 4, 5, a) обозначили как характерное для этого периода отшнуровывание. Но вместе с тем

мы отмечали и обволакивание эмбриона. Это происходит следующим образом. В то время, как листки в пределах брюшных пластинок разъединяются и нижний слой (сосудистый и слизистый листки), вздуваясь, выпячивается книзу, нижний край собственно брюшных пластинок, движущихся вниз и внутрь, перемещается над сосудистым листком таким же образом, как брыжеечная пластинка над слизистым листком, для образования шва; в это время наружный край боковых складок поднимается над нижним краем брюшной пластинки приблизительно до высоты спинной струны эмбриона, и лишь на этой высоте переходит в остальную часть зародышевой оболочки, сначала под тупым, потом под прямым и, наконец, под острым углом (рис. 6′, 6″). В продольном измерении этот загиб существовал уже значительно раньше на переднем крае головной складки. Он становится на протяжении третьего дня все острее и поднимается выше переднего конца головы (рис. VI, *t*). В хвостовой складке угловой загиб, которым заканчивается эта складка, появляется лишь по истечении третьего дня, несколько раньше, чем загиб боковых складок. Таким образом, по всему охвату общей складки возникает острый край в форме эллиптического кольца, в котором зародышевая оболочка, резко перегибаясь, переходит из складки в остальную свою поверхность. Плоскость этого кольца касается спины эмбриона; большая часть последнего лежит под этой плоскостью и, следовательно, погружена в желток. Кольцо суживается и немного прикрывает боковые края, головной и хвостовой концы эмбриона. Снизу эмбрион кажется совсем закрытым, сверху же только по своим краям. Это побудило Вольфа указанное выступание зародышевой оболочки, которое мы назвали «общей складкой», назвать «ложным амнионом», чтобы сразу же пояснить, что головная шапочка была лишь началом этого образования. Обволакивание, получаемое зародышем через эту складку снизу, является подготовкой к полному окружению с помощью истинного амниона. Дело в том, что складка уже содержит в себе часть амниона, а вскоре образуется остальная часть следующим образом.

h. Окружение посредством истинного амниона.

При своем первоначальном образовании складка в каждой своей отдельной части содержит все слои зародышевой оболочки. Но вскоре обнаруживается служившее часто предметом обсуждения разъединение листков. И когда образуется острый загиб по окружности всей складки, то и разъединение оказывается достигшим этого листа, и теперь серозный листок подымается самостоятельной складкой, которую мы называем «складкой амниона». Основанием складки амниона является эллиптическое кольцо, образуемое углом перегиба. Разумеется, складка поднимается не одновременно по всей окружности, т. к. и сама складка и перегиб вырабатываются не одновременно. Сначала она появляется на переднем конце головной складки, и дуговидная складка, которую мы уже на второй день (§ 2, *x*) заметили перед головой эмбриона, является началом этого образования. Эта передняя складка довольно быстро надвигается над головой и шеей, и так как она является поднятием серозного листка от передней границы головной складки, то только теперь головная складка становится г о л о в н ы м ф у т л я р о м, облекающим голову, образованным снизу головной складкой (рис. VI, *pr*), а сверху складкой амниона (рис. VI, *rt*). В начале третьего дня навстречу ей выступает подобная складка от заднего конца хвостовой складки и превращает последнюю в настоящий х в о с т о в о й ф у т л я р. Вскоре поднимается также и складка с боков, от краев боковых складок, причем отроги передней и задней складок удлиняются по направлению друг к другу вплоть до схождения. Следовательно, еще до середины третьего дня имеется непрерывная эллиптическая складка, подымающаяся и одновременно суживающаяся кверху, благодаря чему она образует вокруг эмбриона мешок, который постепенно замыкается и является не чем иным как истинным а м н и о н о м. Правда, я исследовал яйца, у которых амнион в конце третьего дня был уже совсем замкнут, однако я все же полагаю принять за норму, что даже без всяких задержек в развитии в конце третьего дня амнион обычно еще сохраняет отверстие длиной в одну линию,

а именно над поясницей, поскольку амнион не только начинает прежде всего развиваться с головы, но и быстрее всего продолжает здесь свое развитие. По мере того, как отверстие все больше суживается, на переднем и заднем концах его виднеется коротенький рубец, что, повидимому, говорит за настоящее срастание.

Основание складки амниона покоится на окружности общей складки. Так как эта складка образована из серозного листка зародышевой оболочки, то, следуя за внутренней пластинкой амниональной складки, начиная от боковых стенок, мы, естественно, по серозному листку достигнем прилегающей боковой пластинки (рис. 6″). Тем же путем по серозному листку всюду обнаруживается непрерывность внутренней пластинки-складки вплоть до окружности тела эмбриона, будем ли мы исходить от переднего или заднего конца или с боков. Этим путем мы находим окружность области перехода наружной поверхности эмбриона в серозный листок зародышевой оболочки. Ясно, что если бы по какой-нибудь причине или основание складки амниона или же наружная пластинка этого листка стала бы неразличимой, то связь между амнионом и эмбрионом была бы еще очевиднее, и вся часть серозного листка, от края складки до эмбриона, рассматривалась бы принадлежащей к амниону. Такое положение позже действительно наступает, и амнион, когда он в дальнейшем оказывается более самостоятельным, состоит тогда не только из складки амниона (рис. VI, *rt*, *su*), вырастающей на третий день, но также из той части, которая существовала уже раньше (рис. VI, $p'r$, $q's$). Так как переход эмбриона в серозный листок так же хорошо отшнуровывается, как его переходы в другие листки, то тем самым перехват все больше суживается со всех сторон. Так, еще накануне, в конце предыдущего дня, самая задняя часть сердца не была еще покрыта серозным слоем и лежала между серозным и слизистым листками. На протяжении третьего дня благодаря продвижению перегиба не только сердце оказывается целиком одетым серозным покровом, но последний простирается еще

больше за сердце и покрывает самый верхний участок будущей грудной области. Совершенно так же одевается серозным покровом и самая задняя часть нижнего отдела тела. И хотя с боков переходная часть также сближается, но так как брюшные пластинки первоначально были в складках и лишь постепенно выдвигались из этого состояния наружу, то образованная из серозного листка боковая стенка еще отсутствует.

i. Изгибание эмбриона.

Пока происходит это отшнуровывание и обволакивание, эмбрион не остается прямым, но изгибается двояким образом. Вспомним, что уже в первый день самый передний конец спинных пластинок, до и после срастания, перегибался через головку спинной струны, а во второй день задний отдел головы до конца продолговатого мозга приобрел легкий изгиб книзу. Этот изгиб с начала третьего дня быстро возрастает. Следствием этого является еще более глубокое смещение вниз передней части эмбриона, а с этим сопряжено более сильное выгибание вниз головной складки. Вместе с тем она все более смещается со спины к головке спинной струны и через нее. В конце второго дня перед головкой спинной струны находился только один передний мозговой пузырь или большой мозг и то не полностью. На третий день через нее проходит также и вторая область мозга, и передний край четверохолмия почти достигает головки струны. Но еще больше, чем передний участок головы, продвигается вперед задняя часть будущей головы, которая на второй день внешне еще вовсе не отличима от спины, что лучше всего заметно по смещающемуся наперед уху. Вследствие этого головные части все больше сближаются и только теперь приобретают форму головы. В начале второго дня имеется передний головной пузырь, третий желудочек с воронкой, самый передний отдел всего эмбриона; на третий день пузырь четверохолмия образует передний конец, который, однако, также постепенно передвигается к брюшной стороне, причем в конце третьего дня уже замечается и изгиб в затылочной области, яснее выступающий, однако, лишь на четвертый день. Одновременно загибается книзу задний конец тела.

Изгиб переднего конца в дальнейшем оказывается двойным, так как, хотя он и начинается как изгиб книзу, он очень скоро соединяется с поворачиванием на левый бок, так что кончик головы обращается к правой стороне эмбриона. Это поворачивание начинается с головы и постепенно продвигается по мере того, как эмбрион замыкается. Открытая часть тела в течение третьего дня остается еще прямой или S-образно искривленной, пока хвост не повернется на левую сторону, и находится на брюшной стороне. k. Поворачивание на бок.

Поворачивание эмбриона на свой левый бок является очень важным моментом в процессе его формирования, ибо с ним связаны многие изменения; в частности в теснейшей связи с ним стоит метаморфоза сердца. Левая сторона эмбриона уже при развитии кровообращения обнаруживает физиологическое отличие от правой, так как она по отношению к последней является рецептивной, воспринимающей стороной. Восходящая вена поднимается у левого края тела эмбриона вверх и входит в эмбрион слева направо. Если имеются две нисходящие вены, то все же левая сильнее, чем правая, и имеет большую область стока, как можно было бы назвать тот район тела, из которого воспринимается венозная кровь. А если имеется только одна нисходящая вена, то это всегда будет левая, а на правой стороне лишь постепенно образуется ее маленький аналог, воспринимающий кровь из головного футляра. С левой стороны не только вливается венозная кровь, но всегда больше влево располагаются и входы в пищевой канал, особенно передний, и весь открытый, жолобообразный участок пищевого канала лежит больше влево, а после поворачивания весь желток находится на левой стороне птичьего эмбриона.

Сколь важным должны быть эти отношения, видно из того, что у всех животных, у которых желточный мешок с самого начала не обрастает анимальной частью, для чего всегда требуется первоначальное растяжение зародышевой оболочки, а эмбрион на более короткий или на более длинный срок отшнуровывается от желтка, желточный мешок находится на левой

стороне эмбриона; так обстоит дело с желтком у ящериц, змей, птиц, а также и с пупочным пузырем у всех млекопитающих, которых я имел возможность исследовать в эмбриональном состоянии. Среди многих сотен эмбрионов курицы я нашел только двух, у которых к желтку была обращена правая сторона. У одного из них поворот был еще незначительный, и сердце имело совсем обычные форму и положение, так что я не уверен, что этот ложный поворот не был впоследствии устранен. В другом же случае уже половина эмбриона повернулась на правую сторону, задняя же половина была не совсем прямой, а как-то своеобразно повернута, как будто бы это было сделано насильно. Сердце здесь было установлено совсем наоборот; предсердие лежало направо, выпуклость камер налево, и так у всех его частей положение было обратным тому, какое мы будем описывать как нормальное. Я не сомневаюсь в том, что здесь начинал развиваться situs inversus. Несколько чаще я находил у эмбрионов млекопитающих, именно у свиней, где яйцо плода, не будучи окружено твердой скорлупой, во время развития больше стеснено под влиянием внешнего окружения в отношении потребного ему пространства, что пупочный пузырь лежит справа, — пример в одном случае из двенадцати — при этом пупочный пузырь всегда имел закрученную форму, так что оба кончика его были обращены к одному и тому же концу яйца.

1. Сосудистая система в начале третьего дня.

Только что изложенные отношения приводят нас к рассмотрению метаморфозы сосудистой системы во время третьего дня, поскольку на эту систему поворачивание эмбриона оказывает наибольшее влияние.

Итак, в течение третьего дня не только расширяется сосудистое поле, но и пограничная вена выступает все сильнее. Заметно увеличивается также число кровеносных сосудов в сосудистом пространстве. В участках, которые первоначально были заняты почти одними венами, в головной складке, в переднем и заднем конце сосудистого пространства разветвляются артерии; в боковых частях сосудистого поля обра-

зуются новые вены, которые на левой стороне впадают в восходящую вену, на правой же стороне образуют свой собственный маленький ствол, который, поскольку он не принимает кровь из задней части сосудистого поля, никогда не достигает величины восходящей левой вены и сливается с правой нисходящей веной перед самым ее вхождением в сердце. Оба венозные ствола правой и левой стороны сходятся в один общий ствол, являющийся уже задним концом сердца, ибо эти стволы тождественны с образованиями, названными нами во второй день отрогами сердца (§ 2, q). Этот общий ствол лишь в течение третьего дня отделяется от сердца благодаря развитию печени, но в начале кажется еще составной частью сердца, пока он еще вытягивается назад, прямо в оба сердечные канала.

Мы знаем, что в конце второго дня само сердце еще имеет форму канала, начало которого находится на срединной линии брюшной стороны и который, все время расширяясь, изгибается сначала слегка налево, а затем сильнее направо и одновременно вниз. От места наибольшего изгиба вправо и вниз ширина этого канала снова убывает, и он опять идет налево и вверх и затем, в начале четвертого дня, делится на четыре пары дуг, из которых первая проходит у самого заднего края уже открытой ротовой щели и воспринимает наиболее сильный ток крови, тогда как самая задняя настолько тонка, что может быть обнаружена лишь при внимательном рассмотрении и еще не окрашена проходящей по ней кровью. Между дугами сосудов вещество брюшных пластинок, доходящих до первой дуги, утончается, и этим путем постепенно возникают первые три пары щелей, сначала обе передние, а затем и третья. Щели проходят насквозь до внутренней пищеварительной полости — начала пищевого канала, превращающегося в полость глотки. Так как в течение второго дня определенно еще никаких щелей не существует, и последние образуются только с переходом во второй период путем отделения, то надо полагать, что они первоначально растут; однако они не настолько расширяются, чтобы непосредственно достигать кровеносных дуг, вернее

кровеносные сосуды располагаются в серповидных отделах брюшных пластинок, кнаружи выпуклых и более широких, а ковнутри вогнутых и более узких. Вместе с Ратке, открывшим их, мы называем их «жаберными дугами», так как их соответствие с жаберными дугами рыб благодаря сосудистым дугам очевидно. Четвертая жаберная дуга, однако, находится еще в непосредственной связи с остальной брюшной пластинкой. Щели первоначально направлены почти параллельно и отвесно по отношению к спинной струне как оси тела.

Жаберные дуги.

Четыре пары кровеносных дуг входят, однако, в ствол аорты у нижней поверхности позвоночника не непосредственно, но дуги каждой стороны сперва соединяются в сосуд, который мы будем называть «корнем аорты», и затем оба корня аорты соединяются уже на некотором расстоянии за четвертой дугой (речь все еще идет о начале третьего дня) в один общий ствол, аорту. Этот ствол очень скоро делится снова и разветвляется так, как описано в конце второго дня.

Настает время дать названия отдельным частям кровеносной системы или, что то же, сопоставить их с более поздним их состоянием. Все вены идут от обращенной к желтку зародышевой оболочки и являются желточными венами. Слизистый и сосудистый листок отвечают становящемуся кишечнику с брыжейкой, и если вначале кажется, что они будут использованы на это не целиком, то потом это все же имеет место. Соответствующие вены, следовательно, являются пупочно-брыжеечными венами. Так как уже сформированная часть пищевого канала еще не обнаруживает собственных вен, вообще же этот отдел принадлежит к шейно-грудной области, то они являются также общей системой воротной вены. В уже сформированном эмбрионе вены еще не различимы. Все вены этого времени, следовательно, ограничиваются не только системой воротной вены, но и той частью ее, которая идет от кишки и брыжейки. Эта воротная вена не только идет непосредственно в сердце, но ее короткий ствол в это время еще вовсе не отличим от воспринимающей

части сердца. На самом сердце наиболее сильная выпуклость отвечает будущей верхушке. Можно с полным правом, следовательно, сказать, что верхушка сердца обращена вправо. Различие между камерой сердца и венозной частью или будущим предсердием также еще очень не ясно, как и между камерой и валиком аорты, хотя дальнейшее прослеживание показывает, что из выпуклой части получается камера сердца. Зато внутри этой главной выпуклости видна темная полоска, которую я долгое время принимал за оставшуюся кровь, но наконец убедился, что это свободный край находящейся внутри складки. Она отвечает будущей перегородке желудочков и возникла еще во второй день (§ 2, г) и должна быть если не сформированной, то уже заложенной при самом начальном образовании сердца. Следовательно, сначала образуется не левая камера, а общая камера, включающая оба будущих желудочка. О назначении артерий можно только сказать, что обе крупные ветви, выходящие из эмбриона, отвечают пупочно-брыжеечным артериям.

m. Дальнейшее развитие кровеносной системы.

Дальнейшее развитие, которое претерпевает кровеносная система на протяжении третьего дня, кроме изменений внутри сердца и на сердце, заключается в том, что после умножения вен в боковых частях сосудистого поля, стволы, в которые они собираются, все больше приближаются к артериям. Так, рядом с каждой брыжеечной артерией располагается вена, идущая в поперечном направлении к зародышу. На краю образующегося кишечника и брыжейки каждая из них входит в соседнюю восходящую вену. На левом краю лежит первоначальная восходящая вена, которая идет от заднего конца сосудистого поля. На правом краю образовался общий ствол другой восходящей вены, имеющей малую область стока и потому более узкой. Все четыре вены повторяют, очевидно, разветвление аорты. Так постепенно перестраивается первоначальный круг кровообращения. Но поскольку эта перестройка не очень значительна и является лишь непосредственным дальнейшим развитием, то мы будем называть ее второй

формой первого круга кровообращения. Заканчивается эта переделка только на четвертый день, так как в конце третьего дня боковые вены лишь своими разветвлениями лежат у артерий, стволики же их несколько отступя. Вообще в зачатковой оболочке артерии залегают глубже, чем вены, лежащие более поверхностно, так что брыжеечные артерии отходят под восходящими венами, чтобы попасть в сосудистое пространство, тогда как в главных стволах отношения обратные, поскольку аорта прикрепляется к позвоночнику, а вены находятся в еще не соединившейся в брыжейку части сосудистого листка. Их общий ствол, который в конце третьего дня стал самостоятельнее и длиннее, лежит также под пищевым каналом, тогда как аорта располагается всегда над ним. У аорты удлиняется ее ствол, а место разделения ее спускается, следовательно, все ниже; последние концы аорты теряются в образующемся в течение третьего дня мочевом мешке (allantois). Наконец, кровеносная система существенно изменяется тем, что аорта разветвляется в теле эмбриона (раньше всего распознается образование каротид) и что точно так же образуются вены, из которых яремные вены в конце третьего дня уже очень ясно видны. Однако более подробное рассмотрение сосудов тела мы переносим на четвертый день, когда лучше видна и понятнее их взаимная связь, особенно после обсуждения изменений сердца и его окружения; здесь мы ограничиваемся замечанием, что в конце третьего дня, кроме воротной вены, уже имеется венозная система тела.

n. Преобразование сердца.

Сердце с его входными и выходными частями подвергается столь непрерывным изменениям, что оно с часу на час обнаруживает все новые различия. Так как эти изменения разнообразны и происходят одновременно, то для того, чтобы понять их в частностях, необходимо, прежде всего, дать обзор тех наиболее общих результатов, к которым они приводят.

Последние заключаются, во-первых, в том, что сердце с его придатками все время отодвигается назад. Так как в то же время части, лежащие над спинной струной, смещаются напе-

ред, то тем самым расположение сердца по отношению к мозгу совершенно изменяется. А именно, если сердце при своем возникновении лежало совсем под мозгом и простиралось назад, пока мозг в конце второго дня еще не очень изменил это положение, то на исходе третьего дня только самый передний конец сердца, если за таковой можно считать луковицу аорты, лежит под продолговатым мозгом, самым задним концом головного мозга. Если же луковицу аорты не относить к сердцу, то тогда все сердце целиком находится позади мозга.

Во-вторых, отдельные части сердца сдвигаются во время его смещения назад вместе, причем передние части отодвигаются назад сильнее, чем задние. Более того, воспринимающая часть сдвигается даже дальше вперед. Вследствие этого середина сердца значительно больше выпячивается книзу и в конце третьего дня торчит, наподобие широкого зоба, между передними концами брюшных пластинок, одетая только серозной оболочкой и расположенная в общем параллельно голове.

В-третьих, воспринимающий конец сердца по мере того, как тело все дальше замыкается и загибается на левую сторону, смещается также налево. После первой четверти третьего дня это левое положение уже очень заметно и до конца третьего дня все усиливается. Следствием этого является то, что изгиб, который первоначально сердце делало налево от места соединения рукавов (§ 2, s), вскоре исчезает и изгиб направляется теперь полностью направо. Он заходит так далеко, что выпуклость изгиба выдается не только вниз, но и очень сильно направо, однако при постоянном изменении, так что вначале она обращена больше вправо, а затем больше вниз и несколько назад.

В-четвертых, сердце подразделяется на различные отделы. В середине второго дня я еще не мог заметить никакой границы между верхушкой сердца и его средней частью, которую я назвал сердечным каналом, а также между последним и выступающими вперед дугами. Сердце является исключи-

тельно лишь местом схождения сосудов и организовано, как сосуды. Но в конце второго дня намечаются 3 отделения (§ 2, s), границы которых становятся все заметнее. С началом третьего дня разрастается выпуклая сторона главной кривизны от прибавления новой и притом более темной массы. Эта масса, которая позже все более вздувается, кажется пористой и, наконец, состоит из переплетающихся волокон, есть будущая мускульная масса сердечной камеры. Она уже очень рано резко ограничена, кончается спереди и сзади небольшим выступом и занимает только выпуклую сторону, так что вогнутая сторона еще сохраняет простую форму сосуда и прозрачность. Именно наличие этого отграничения говорит здесь скорее в пользу новообразования, чем за утолщение уже существующего. Это образование обозначает будущую камеру и содержит уже оба ее отдела, так как внутренняя складка все отчетливее возвышается с вогнутой стороны. Позже утолщается, однако, и сама сосудистая стенка как камеры, так и лежащей передней части сердца, т. е. луковицы аорты, которая еще имеет вид равномерного, однако изогнутого справа налево и снизу вверх канала. Граница между камерой и луковицей аорты вначале также не имеет еще никакой ясной перетяжки; последняя становится заметной, однако, в конце третьего дня (fretum Галлера). Чем дольше сердце подразделяется на три отдела, тем больше превращается вначале простой удар пульса в тройкий.

Превращение кровеносных дуг в жаберном аппарате.

Луковица аорты, смещаясь назад, получает изгиб. За этим смещением следуют кровеносные дуги, однако лишь медленно и больше своей нижней, нежели верхней частью. Особенно оттягивается назад передняя жаберная дуга, причем тесно к ней прилегающая спереди ротовая щель все больше раскрывается. Следствием этого, особенно принимая во внимание то, что одновременно спинная часть выдвигается вперед, является то, что ток крови в первой дуге, вначале поднимавшийся прямо вверх, позже делает два изгиба, сначала устремляясь из луковицы аорты немного вперед, чтобы попасть в первую

жаберную дугу, а затем загибаясь внутри ее и направляясь вверх вдоль жаберной дуги. На месте этого изгиба происходит вследствие этого мешкообразное расширение, имеющее вид маленькой передней луковицы. В истории развития Пандера (табл. IX, рис. III) она изображена для несколько более позднего времени (четвертого дня), когда она обычно уже как следует не различима. После того как сосуд поднялся вдоль первой жаберной дуги, он снова загибается наперед, чтобы достигнуть той области, где он находился первоначально, до отхода назад жаберных дуг, именно верхней стенки полости глотки. Здесь он круто поворачивается, являясь началом корня аорты своей стороны. Из этого участка уже в течение третьего дня поступает сосуд в головной мозг. Это может быть только сонная артерия. Эта передняя дуга была, как мы знаем, первой по времени своего образования. В первой половине третьего дня она является наиболее мощной, но в дальнейшем его течении становится все слабее, тогда как вторая и третья дуги усиливаются. В конце третьего дня ток крови в первой дуге наблюдается уже с трудом отчасти потому, что первая жаберная дуга утолщается больше, чем другие, и на своем нижнем конце закругляется, так как ей предстоит проделать особую метаморфозу, отчасти же потому, что ток крови действительно становится слабее, что узнается из того, что он уже не может заполнить начало корня аорты; в конце этого дня ток крови из второй дуги, где она достигает корня аорты, делится, часть крови обращается к стволу аорты, меньшая же часть направляется назад в сторону начала корней аорты. Как ни показалось мне неожиданным, что в одном и том же сосуде кровь сначала течет в одном направлении, а потом в другом, все же я не могу сомневаться в правильности данного описания, так как отчетливо видал все постепенные переходы. На четвертый день передняя кровеносная дуга закрывается, и сонная артерия снабжается теперь кровью только из корня аорты через задние дуги. Таким образом только верхняя часть сонной артерии в направлении к голове вырастает непосредственно

из первой дуги, именно из места ее изгиба в корень аорты. Ствол же сонной артерии является началом самого корня аорты.

p. Венозная часть сердца.

В то время как артериальная часть сердца получает толстую стенку, венозная часть остается тонкостенной и является настоящей веной, которую мы только из-за пульсации и из-за того, что она раньше не была отделена от теперешней камеры сердца, причислили к сердцу. Верхушки сердца мы уже признали за входящие венозные стволы. Образующийся из обоих более крупный общий венозный ствол становится будущим предсердием. Когда венозный конец сердца вытягивается налево и вперед, этот ствол увеличивается в длине. Приблизительно после первой четверти третьего дня получает он на своем переднем конце два, пока еще очень маленьких боковых расширения. Это оба предсердия или, вернее, их ушки. Так как здесь имеется загиб слева направо, то начало левого сердечного ушка располагается заметно более кпереди, чем начало правого, и это отношение их длины все более возрастает до конца третьего дня, когда оба очень заметно увеличиваются и получают даже складки. Выросшие боковые карманы, как их можно назвать, почти с самого начала более толстостенны, чем проходящая вена. Я никогда не видал, чтобы эти придатки были бы одиночными, как бы малы они не были, я их замечал при наличии основания в $\frac{1}{10}$ линии, быть может даже еще меньше. Очевидно, оба сердечных ушка возникают одновременно. В данный период можно с одинаковым правом сказать, что у сердца имеются два предсердия, так как начало обоих их уже заложено, или только одно, так как средняя полость вовсе не разделена; вернее же всего будет, если сказать, что у сердца два ушка и один венозный мешок, хотя передний конец вены, лежащий между ушками, пока еще так мало расширен, что его с трудом можно назвать мешком. Но физиологически он имеет значение такового.

q. Образование печени и отделение вен тела от воротной вены.

При оттягивании венозного конца сердца назад он вместе с тем подтягивается кверху к позвоночнику. Вследствие этого общий венозный ствол вдавливается в передний вход пищевого

канала (вспомним, что место общего впадения вен в начале третьего дня отмечает нижний край этого входа). Таким образом, вена сверху охватывается двумя отрогами пищевого канала. Эти отроги являются в середине третьего дня полыми пирамидами, с широким, переходящим в пищевой канал, основанием, и отвечают первым зачаткам печени. Едва только они охватили вену, как они уже распространяются в содержащую вену часть сосудистого листка, охватывающую снизу передний вход в пищевой канал, и при этом разветвляются, все время проталкивая перед собой покров из сосудистой оболочки. А так как одновременно замкнувшаяся уже часть пищевого канала все больше удлиняется кзади и суживается, то оба полые конуса своими выдающимися концами торчат наружу, в то время как основание их остается, естественно, соединенным с внутренней стенкой пищевого канала. Выдающиеся части выглядят теперь листоподобно и плотно охватывают вену. В этих листках разветвляются верхушки выступивших конусов, тогда как основание все больше суживается и приобретает форму цилиндра. Микроскоп показывает разветвление в виде темной ветвистой фигуры внутри каждого листка. Таким образом, форма печени в конце этого дня представляется в следующем виде. Она состоит из двух небольших листовидных половинок обоих печеночных долей, которые почти отвесно стоят на пищевом канале, поднимаясь с поверхности сосудистого листка и охватывая венозный ствол, который в еще неразделенном виде проходит между ними. Это место прохождения все же отмечено как будущее разветвление воротной вены. После того, как это место на венозном стволе будет фиксировано благодаря развитию печени, венозный ствол вытягивается несколько более за пределы его до входа в сердце, и вены тела, образующиеся во второй половине третьего дня, впадают в пространство между печенью и сердцем. Мы, следовательно, имеем теперь перед собой непрерывный венозный ствол, который до печени является воротной веной, от этого места — стволом туловищных вен и, наконец, общим венозным мешком предсердий.

г. Дальнейшее образование пищевого канала.

Развитие печени приводит нас к более подробному рассмотрению сосудистого слоя на пищевом канале, а также и самого пищевого канала. Именно, мы должны продолжить ранее прерванное (§ 5, d, e) рассмотрение одного вопроса. Тогда описывалось превращение сосудистого и слизистого листков зачатковой оболочки в пищевой канал. Напомним вкратце, что действующее со всех сторон отшнуровывание сосудистого листка в два брыжеечных, соединяющихся швом над слизистым листком, заканчивается затем замыканием их в одну общую со слизистым листком трубку. В конце третьего дня таким образом большая часть кишечника является трубкой; около одной трети в середине остается еще открытой, но все же представляет ясный полуканал. Таким образом, весь пищевой канал состоит из двух слоев или вложенных одна в другую трубок (полутрубок в средней части). Внутренняя трубка образована из слизистого листка и становится слизистой оболочкой будущей кишки. Она зерниста и темнее другого слоя. Внешняя же трубка, образованная из сосудистого листка, светлее, прозрачнее, глаже и испытывает своеобразную метаморфозу. Как только пищевой канал превращается в замкнутую трубку, сосудистый слой в нем, бывший в зачатковой оболочке совсем тонким, разбухает. Это разбухание можно представить себе лучше всего, если сказать, что он увеличивается в объеме, как поднимающееся тесто, или если вообразить себе кусок камеди, который при увлажнении водой разбухает, становится прозрачнее и мягче, не растекаясь при этом. Именно таким путем наружный слой пищевого канала становится до пятого дня все толще и прозрачнее, так что на четвертый и пятый дни внутренняя трубка пищевого канала оказывается окруженной гораздо более толстым, прозрачным футляром.

В противоположность этому толщина внутренней трубки пищевого канала, по крайней мере до четвертого дня, убывает. Мы напоминаем о том, насколько широким было первое переднее углубление в первый и второй дни. То же относится к приходящемуся на начало третьего дня возникновению задней

части пищевого канала. Оба конца в течение третьего дня, удлиняясь, становятся у́же. По Вольфу и Пандеру, следовало бы полагать, что каждая часть пищеварительного канала уже в процессе образования приобретает свою индивидуальность, причем они указывают отдельные сроки, когда путем выпячивания формируются отдельные участки пищеварительного канала: пищевод, желудок, двенадцатиперстная кишка и т. д. Я не могу согласиться с таким представлением, а напротив нахожу, что кишечник образуется по тем же законам, как и сердце: сначала он обособляется от всего прочего тела в своей общей индивидуальности, но пока еще остается однородным на всем своем протяжении, и лишь позже обнаруживаются различия в отдельных его частях. Правда, весь пищеварительный канал вовсе не должен уже быть образован до того, как отграничиваются отдельные части. Однако те части, которые как раз находятся в процессе образования, именно входные части, не являются частями пищевода, желудка и двенадцатиперстной кишки или прямой кишки, в противоположность, например, точным указаниям Вольфа, какие части стенки желудка образованы к середине третьего дня и какие нет. Но с таким же правом, как Вольф, можно утверждать и обратное и всю открытую часть кишки, именно пространство между обоими входами, считать идентичной с будущим желточным протоком, который представляет собой не что иное, как сужение этого отверстия; согласно чему в передней части пищеварительного канала уже на второй день должны были бы содержаться глоточная полость, пищевод, желудок и тонкая кишка. Я нахожу, что в некотором удалении от входов, т. е. в уже ранее образованных частях пищевого канала, постоянно обнаруживаются черты отдельных участков. Так в первую половину третьего дня я наблюдал в верхней половине пищеварительного канала отграничившуюся полость глотки. Она сравнительно очень велика, но особенно в ширину, и суживается книзу. За ней следует узкая часть, очень короткая, а затем более широкая часть, переходящая в отверстие и, следовательно, находя-

щаяся в процессе образования; но эта более широкая часть не является желудком, так как из него выступают отроги, становящиеся печеночными ходами; следовательно, будущий желудок либо находится вместе с пищеводом в узкой части, либо с двенадцатиперстной кишкой в широкой. Оба отрезка даже не отделены друг от друга, но постепенно переходят один в другой, и различие в ширине покоится лишь на том, что вход всегда шире, чем раньше образованная и затем начавшая суживаться часть. В конце третьего дня суживается и та часть, из которой выходят печеночные ходы, так как вход в кишку теперь лежит далее назад; можно видеть, как от глоточной полости почти до самого входа пробегает узкий канал, который начинает в середине едва заметно расширяться, чтобы отграничить область желудка, что однако становится заметным лишь на четвертый день. То же относится и к заднему участку пищеварительного канала. Как далеко простирается прямая кишка, можно при однообразном виде канала определить лишь тогда, когда появляются слепые кишки, что происходит не раньше конца третьего дня, и притом не у входа, а в уже замкнутой части, только благодаря чему внутри однообразной трубки обозначается граница.

Из вздувшегося сосудистого слоя пищеварительного канала развиваются в течение третьего дня легкие, печень, поджелудочная железа, слепые кишки и мочевой мешок. Эти части выступают благодаря тому, что слизистая оболочка пищеварительного канала из равномерной трубки выпячивается в сосудистый слой, и при том все они выступают из замкнутого конца пищевого канала, и ни одна из открытой части. Различие этих частей покоится на незначительных видоизменениях способа развития, в основном же он остается для всех одинаковым.

в. Развитие легких.

Уже после середины третьего дня наблюдается сильное разбухание сосудистого слоя за полостью глотки, ставшей, как я заметил, уже самостоятельной, очень заметно увеличившейся и с каждой стороны прободенной четырьмя щелями. Разбухание простирается до переднего входа. Приблизительно по

середине видно два бугорка, еще не достигающие $\frac{1}{4}$ линии высоты. Кпереди и книзу эти бугорки переходят совсем постепенно и без границы в остальной сосудистый слой. Задний же их край немного приподнят и тянется несколько вверх, где бугорки также слегка выдаются. Масса, слагающая бугорки, вполне одинакова с сосудистым слоем пищеварительного канала и никак не отграничена от него. Каждый бугорок содержит короткую, конусовидную полость, открывающуюся в пищеварительный канал. Эти бугорки становятся легкими, а внутренние каналы являются ветвями дыхательной трубки, выступающими с противоположных сторон из пищевого канала. Ствол дыхательной трубки отсутствует. Сходятся ли уже в конце третьего дня обе ветви дыхательной трубки, я еще не знаю. На четвертый день в этом уже нет сомнений.

t. Развитие печени и поджелудочной железы.

О развитии печени говорилось в связи с сосудистой системой. Поджелудочная железа развивается почти таким же образом и почти в то же время. Едва те конусообразные удлинения, которые в дальнейшем становятся печеночными протоками, начинают принимать цилиндрическую форму, как между ними появляется выпячивание, которое, однако, медленно увеличивается, так что в конце третьего дня оно еще едва достигает середины толщи сосудистого слоя и снаружи не образует никаких выступов. Все же зернистая внутренняя поверхность обнаруживает уже на конце некоторое количество разветвлений, которые, правда, имеют скорее вид слизистых ямок.

u. Слепые кишки.

Слепые кишки показываются лишь в конце третьего дня, часто в начале четвертого, в виде двух перпендикулярно сидящих на пищевом канале боковых выпячиваний. Они почти с самого начала отличаются значительной шириной и внешне выглядят, как два тупых бугорка на кишке, вызванные конусообразными врастаниями слизистого листка в сосудистый, а затем они кажутся почти остановившимися в развитии, так что не получается разницы для их дальнейшего развития, если они начинают развиваться только на четвертый день. Правда,

позже они снова быстро растут, однако разветвление образуется лишь совсем поздно и останавливается по достижении формы слизистых ямок.

v. Мочевой мешок.

Из заднего конца пищеварительного канала вскоре после его образования, еще несколько раньше середины третьего дня, возвышается маленький пузыревидный выступ, единственный из всех, который никогда не разветвляется, а всегда сохраняет пузыревидную форму. Это мочевой мешок (allantois), у птиц обычно называемый хорионом.[39] При первом появлении на конце кишки он похож на тупой конус; но его основание скоро перешнуровывается, а верхушка становится полукруглой. До конца третьего дня он растет лишь очень медленно, едва превышая размеры булавочной головки, и при рассмотрении снизу он совсем незаметно приподнимает хвостовую складку. Не только по способу возникновения в этот день, но и по характеру самого мочевого мешка вплоть до шестого дня можно очень легко установить, что он состоит из двух листков: внутреннего слизистого и наружного сосудистого.

w. Сравнение выпячиваний пищеварительного канала.

Если мы теперь сравним эти выпячивания в их развитом состоянии, то мы найдем, что в самых передних, т. е. в легких, разветвление достигает наибольшей степени, после них — в печени, еще меньше оно в поджелудочной железе, в слепых кишках оно всего лишь намечено, а в мочевом мешке и вовсе отсутствует. Степень разветвленности, следовательно, убывает спереди назад, однако эта последовательность не относится ко времени ветвления, ибо печень разветвляется раньше и значительнее всех, вслед за ней идет поджелудочная железа. Легкие в течение всего второго периода не ветвятся. На более быстрое появление ветвления влияет, вероятно, то отношение к зародышу, в каком каждый орган находился в более ранних условиях.

x. Вольфовы тела.

Гораздо труднее, чем в тех органах, которые образуются путем выпячивания слизистой оболочки в сосудистый слой пищеварительного канала, проследить способ возникновения

как мочевого, так и полового аппарата по всем отдельным моментам. Чтобы найти начало их возникновения, мы должны вернуться к расщеплению зародышевой оболочки (§ 5, d) и вспомнить, что полоска нижнего слоя становится отвесно в виде брыжеечной пластинки и что далее нижние загибы обеих брыжеечных пластинок наклоняются друг к другу для образования шва. Благодаря этому сближению тот угол вверху, который брыжеечная пластинка образует с брюшной пластинкой, все больше увеличивается. В этом углу возникает во второй половине третьего дня кругловатая полоска или толстая нить, которая в конце третьего дня может быть обнаружена не только на поперечном срезе, но, если вскрыть снизу головную складку, и по всей ее длине. Эта круглая полоска, простирающаяся от сердечной области до мочевого мешка, является первым началом образования, названного Ратке «вольфовым телом». На его свободной выпуклости уже видны чередующиеся возвышенности и углубления. Возвышенности кажутся темнее, так как они состоят из более плотной массы. Углубления представляются более светлыми.

Поперечные разрезы позволяют обнаружить уже в конце третьего дня внутри этого тела канал, у самого места его прикрепления, а иногда в этом канале видны капельки крови. Это согласуется с наблюдением, что у эмбрионов, которые в конце этого дня уже дальше продвинулись в развитии и стали богаче кровью, можно видеть вдоль этого тела просвечивающуюся красную полоску. Мне кажется поэтому, что каждое вольфово тело развивается на кровеносном сосуде и из него, хотя мне и не удалось еще установить полностью связь между этим сосудом и другими. Во всяком случае несомненно, что эти тела никогда не образуют целостной массы, которая лишь потом расщепляется. Наоборот, они отделены друг от друга брыжеечными пластинками, а до образования этих пластинок не только еще нет вольфовых тел, но даже и того пространства, в котором они образуются, так как это пространство возникает как раз благодаря расщеплению брюшной пластинки (§ 5, с).

y. Закладка конечностей.

Во второй половине этого дня на брюшной пластинке видно возникновение конечностей в виде узких полосок.

z. Спинные пластинки.

Спинные пластинки мало изменились, за исключением того, что они стали толще. Зачатки позвонков в них спускаются по бокам книзу за спинную струну. Однако вверху они не достигают друг друга. Рудименты позвонков тянутся до кончика хвоста, а вперед — дальше уха, так что перед ухом можно обнаружить еще два позвонка, если не всегда на третий, то на четвертый день. Замечательно, что позвонки, которые при возникновении были темнее, чем промежутки между ними, на третий день становятся светлее. Сначала в середине каждой половинки позвонка видна еще темная зернистая масса, но затем и она становится светлой, и узкие промежутки оказываются темнее, чем зачатки позвонков. Это посветление, которое обнаруживается во всех костях, кажется мне как раз переходом в состояние хряща, хотя хрящ сейчас еще очень мягок. Кажутся ли промежутки между позвонками темнее только потому, что позвонки стали светлее, или потому, что здесь действительно возникло что-либо новое, — это едва ли может быть решено наблюдением. Я по крайней мере не вижу путей для решения вопроса, имеются ли уже спинномозговые нервы, или нет. Если иметь в виду нежность зрительного нерва при его возникновении или тесное соприкосновение его вещества с окружением, то едва ли можно надеяться отпрепаровать первоначальные стадии развития нервов из толстых, малопрозрачных спинных пластинок и между промежутками относительно твердых позвонков или же увидеть их без расчленения. Уплотнение в спирту не помогает, так как вся масса зародыша еще похожа на белок; поэтому она вся становится белой, и только там, где нервное вещество сосредоточено уже в значительном количестве, оно выделяется большей белизной как центральная часть нервной системы.

aa. Центральная часть нервной системы.

Спинной мозг еще сильно сжат с боков, оба листка стали много толще и заполняют почти весь канал. Они легко отрываются один от другого, однако связаны на верхней и нижней

поверхности посредством очень нежного листочка. Но этот листочек, повидимому, больше почти не содержит нервной массы, а является простой мембраной. Каждая боковая половина спинного мозга подразделена средней светлой бороздой на верхний и нижний тяжи.

В продолговатом мозгу оба нервные листка широко расходятся кверху, чтобы образовать четвертую мозговую полость, которая, однако, покрыта пленкой. Каждый спинно-мозговой листок образует много коротких складок и на переднем крае самой задней мозговой полости оба листка снова соединяются, чтобы образовать четверохолмие. Остальной мозг образует большой пузырь, который разделяется на несколько полостей: одна для четверохолмия, одна перед ним и две для полушарий. В таком виде весь мозг казался мне сверху закрытым. Мозговая масса еще очень тонка, представляя собой разделенный на ячейки листок. Нижний край листка, в качестве будущей мозговой ножки, лишь немногим толще. Между обоими утолщенными краями имеется прямо проходящее по середине утончение. Зрительного бугра или других мозговых ганглиев я не мог различить. Воронка, которая во второй день была просто обращена вниз, направляется в связи с усиливающимся изгибанием переднего конца эмбриона и сближением всех частей мозга все больше назад и является еще сравнительно очень широкой. Полушария малы. Между самым передним двойным желудком (полушариями) и следующим за ним простым можно было с внутренней поверхности очень ясно различить выход зрительных нервов в виде отверстия.

bb. Глаз.

Сам зрительный нерв, являющийся еще очень ясно полым, направляется сначала назад (по отношению ко всему эмбриону), т. е. к основанию черепа, а затем кнаружи, и вскоре превращается в пузырь, заключающий в себе белковый шар. Стенку этого пузыря или сетчатую оболочку можно было легко различить, а точно так же и линзу на поверхности упомянутого белкового шара.

cc. Обонятельные нервы.

На нижней поверхности каждого полушария большого мозга в продолжение третьего дня появляется маленькая круглая светлая площадка, ограниченная темным кругом. Это выступающий в направлении основания черепа обонятельный нерв, являющийся полым, цилиндрическая стенка которого, рассматривается снизу, выглядит как круг. Это место имеет большое сходство с первым появлением глаза и уха. Однако снаружи, на нижней поверхности черепа, еще не заметно никаких изменений.

dd. Ухо.

Ухо с предыдущего дня оставалось, повидимому, без изменений, кроме того, что оно вместе с окружающими частями сместилось вперед.

ee. Прочие части яйца.

В течение третьего дня белок очень заметно убывает. Зародышевая оболочка распространилась больше, чем на половину желтка. Исчезли галоны, и под эмбрионом, между ним и собственно желтком находится однородная жидкость. Заметно увеличение объема желточной массы. Желточная оболочка над эмбрионом становится тоньше.

§ 6

Четвертый день

a. Предварительные замечания.

В четвертый день отшнуровывание эмбриона значительно продвигается вперед, но все же часть кишки остается еще открытой, в виде жолоба. Эмбрион окончательно окружается истинным амнионом уже в начале этого дня, если только это еще не произошло в конце предыдущего.

b. Окружение амнионом.

Процесс обволакивания амнионом очень прост. Внутренний край эллиптической складки амниона стягивается со всех сторон к центру, пока не замкнется отверстие, образуя белый рубец над поясничной частью спины. В конце этого дня нередко исчезает и рубец. А так как одновременно расщепление листков в общей складке доходит до ее окружности и отделившийся серозный листок стоит теперь в связи только с амниотической

складкой, то мы теперь сразу имеем закрытый амнион (рис. VII и VIII и рис. 7''); последний возникает из складки амниона (рис. VII и VIII, *tr'*, *us'*) из серозного листка шапочки (рис. VII, *r'p'*, *q's'* и рис. 7) и переходит в нижнюю стенку зародыша в той мере, в какой она уже образована серозным листком (рис. VIII, *dp'*, *q'b*) (§ 5, h).

Поскольку, однако, амнион произошел из складки, то отсюда следует, что над замкнувшимся амнионом лежит еще листок, прикрепленный к месту шва, на остальном же протяжении свободный. Это верхний листок амниотической складки (рис. VIII, *rtus*). Этот листок Пандер назвал «ложным амнионом». c. Пандеров ложный амнион.

Что касается процесса отшнуровывания, то мы видим, что кольцевидный перехват, образованный головной, хвостовой и боковыми складками, стягивается со всех сторон к середине. Коммуникация между зародышем и яйцом теперь имеет вид простого отверстия, которое мы будем обозначать словом «пупок». Ясно, что этот пупок не является новой частью, а лишь местом, где зародыш переходит в прочие части яйца, получившие лишь благодаря перешнуровке свой теперешний вид. В самом деле, если мы сравним наши рис. VII, VI и др. до рис. I и поперечные разрезы в той же обратной последовательности, то мы найдем, что именно этот пупок раньше был широким отверстием тела, еще раньше — всей окружностью открытого тела и, наконец, в первый день вообще неограниченным, так как и сам эмбрион не имел какой-либо границы. Поскольку пупок является переходом из эмбриона в яйцо, то в нем должны оказаться все листки зародышевой оболочки, и мы будем различать эти отдельные листки, ибо дальнейшая их история не одинакова. Самым наружным является слой из серозного листка (рис. VII, *p'*, *q'*). Кверху он переходит в кожу эмбриона, а книзу в серозный листок общей складки. А так как серозный листок складки в этот день становится амнионом, то, следовательно, этот слой переходит в амнион. Его можно было бы назвать «амниотическим пупком», а еще лучше d. Отшнуровывание зародыша. Образование пупка.

«кожным пупком» или «брюшным пупком»; другое же иногда употребляемое название — «пупочное влагалище» — потому не вполне пригодно, что это влагалище само представляет пупок для полости тела. Внутри этой трубки имеется вторая трубка, в свою очередь состоящая из двух трубок, которые, однако, всегда остаются соединенными и потому образуют только один общий канал. Внутри этого канала находится переход слизистого листка из слизистого листка желточного шара во внутреннюю поверхность кишки. Снаружи расположен соответствующий переход из сосудистого листка в сосудистый слой кишки. И вообще этот канал является простым кишечным пупком, лежащим внутри кожного пупка. Его полость ведет из пространства, занимаемого желтком, в полость пищеварительного канала и притом через передний и задний входы в уже образованные концы пищеварительного канала и непосредственно к кишечному жолобу. Лишь небольшой участок кишки остается еще жолобовидным. Этот кишечный жолоб всегда является уже выпуклым с боков и открыт только снизу. Полость кожного пупка ведет в брюшную полость, которая во второй половине четвертого дня имеет значительную ширину.

е. Брюшная полость.

Проследим теперь возникновение брюшной полости, которая кажется внезапно возникшей, поскольку в эмбрионе обнаруживается значительное свободное пространство, которое охватывает пищеварительный канал, печень, вольфовы тела и мочевой мешок. Брыжейка низко свисает до той части кишки, которая еще жолобообразна, и тем самым делит кишечную полость почти на две половины. Это проливает нам свет на возникновение брюшной полости. Последняя же является не чем иным, как соединением обоих просветов, которые образовались в брюшных пластинках в третий день, что должно быть ясно при рассмотрении рис. 5, 6 и 7. Если бы в то время сосудистый листок (будущая брыжейка) не переходил на большом протяжении в зародышевую оболочку, то уже на третий день брюшная полость обнаруживала бы обычные отношения. Проследим же ее образование от начала до конца четвертого дня!

В первые два дня эмбрион вовсе не имеет брюшной полости, следовательно и открытой. Эмбриону в первом периоде, правда, можно приписать открытую брюшную поверхность, поскольку будущие брюшные стенки еще лежат в плоскости зачатковой оболочки, но только не открытую брюшную полость. Напротив, открыта его кишечная полость, т. е. его пищеварительный канал. В конце второго дня начинается упомянутое расщепление (§ 2, x), и пока расщепление происходит в пределах каждой брюшной пластинки, образуются две брюшные полости в виде узких щелей (рис. 5). В течение третьего дня обе полости увеличиваются в р а з м е р а х, но все же еще остаются обособленными, за исключением совсем узких коммуникаций, которые должны находиться спереди в замкнутой части эмбриона, перед сердцем и рядом с ним (§ 5, c). Разъединение верхнего и нижнего слоев зародышевой оболочки в конце третьего дня переходит за наружные границы брюшных пластинок, что отделяет серозный листок в области головной складки, хвостовой и боковых складок, т. е. по окружности общей складки, если не в третий, то в четвертый день (§ 5, h). Так как одновременно продолжается отшнуровывание эмбриона от остальной зародышевой оболочки, то двойная брюшная полость получает все бо́льшие участки как нижней, так и боковой стенок. Так как, далее, расщепление переходит с брюшной пластинки через пупок на складку, то кишечный пупок должен отделиться от кожного пупка. Поэтому обе брюшные полости сходятся в пупке. Чем у́же становится кишечный пупок, тем менее брюшная полость оказывается разделенной. Сужение идет, однако, в кишечном пупке быстрее, чем в кожном пупке, и это различие еще увеличивается вследствие проникновения мочевого мешка, о чем подробнее ниже. В конце четвертого дня почти уже не заметно, что кишечный пупок раньше делил брюшную полость, тем более, что теперь пупок довольно далеко сместился под нижний край брюшных пластинок, или, что другими словами, брюшная полость только сверху образована брюшными пластинками, внизу же удлинением серозного

листка. Но это удлинение серозного листка не простой верхний слой кожи, а состоит, повидимому, из двух слоев и является истинной кожей. По обе стороны брюшной полости сверху имеются, следовательно, брюшные пластинки, остающиеся все еще узкими; дальше книзу она охвачена кожей вплоть до пупочного отверстия. Назад брюшная полость простирается первоначально до того места, где задний конец пищеварительного канала упирается в брюшные пластинки. Спереди отношения эти менее просты, но в основном все же одинаковы. А именно, полость глотки так же как внизу конец порошицы, непосредственно охватывается брюшными пластинками. До этого места, следовательно, разъединение брюшных пластинок не распространилось. Разница заключается лишь в том, что полость глотки много длиннее. Ее граница все еще отмечена самой задней жаберной (артериальной) дугой, каковой на четвертый день является теперь вновь прибавившаяся пятая дуга. Жаберные щели, следовательно, проходят насквозь через стенку глоточной полости, не встречаясь с пространством, которое имело бы характер брюшной полости. За ними полость глотки суживается, чтобы перейти в остальную часть пищеварительного канала, который много у́же; и здесь сразу находится окружающая полость, которая содержит сердце и продолжается в брюшную полость. Если мы вспомним, что в головной складке еще очень рано наступает первое расщепление листков, то мы легко поймем, что с этого момента собственно и началось образование брюшной полости. Из этого вытекает следующее. Брюшная полость вначале лежала до известной степени вне эмбриона и раньше содержала в себе только сердце. Эта брюшная полость затем в результате расщепления продолжилась двумя отрогами назад в брюшные пластинки. Далее, оба отрога сзади соединились, как только мочевой мешок более уже не был тесно окруженным листками хвостовой складки. Теперь, наконец, брюшная полость охватывает кишечную полость, за исключением кишечного пупка, где кишечная полость прободает брюшную полость. Наружу

брюшная полость сообщается с тем пространством яйца, которое находится между амнионом и более глубоким слоем складки, и с пространством между амнионом и верхним листком складки амниона, или серозным покровом.

Рассмотрение брюшной полости неизбежно ведет нас к описанию других участков эмбриона. Позвоночник сзади вырос за пределы брюшной полости и несколько за кишечную полость, и обе последние отодвинулись от заднего конца. Таким образом, только теперь получился настоящий хвост. Туловище отличается наличием обоих пар конечностей. Брюшная же полость заходит значительно дальше вперед внутрь шеи. Мне кажется, именно, несомненным, что та часть тела, которая лежит перед передними конечностями, является шеей, так как брюшные пластинки в этой части становятся стенками шеи, как только сердце удалится отсюда. А пока не только все сердце, но даже и самая печень находятся в шее.

f. Общий облик эмбриона.

В течение четвертого дня сначала хвостовой конец сильно загибается в сторону головы, а затем ложится на левую сторону. Только само туловище между обоими конечностями является прямым. Шея очень сильно изогнута, так что лоб повернут к будущей груди, и место перехода спинного мозга в продолговатый мозг оказывается самой передней частью всего эмбриона. Спинная сторона шеи поэтому много длиннее, чем брюшная. Части головы сдвинулись еще теснее, и полость четверохолмия является самой большой мозговой полостью. По длине голова и шея вместе приблизительно равны длине туловища. По объему же одна голова равняется туловищу.

Обратимся теперь к отдельным частям эмбриона и прежде всего к частям, лежащим в брюшной полости. Пищеварительный канал еще почти прямой. Только средняя не замкнутая еще часть, или кишечный жолоб, лежит глубже, причем брыжейка здесь удлинилась. Передний вход в пищеварительный канал стал у́же, чем в первую половину третьего дня. В передней части пищеварительного канала отграничена не только полость глотки, но за ней следует еще суженная, но очень

g. Пищеварительный канал.

8*

короткая трубка — пищевод. За ним находится продолговатое расширение, желудок, который лежит, однако, еще всецело по продольной оси общего кишечного канала и представляет собой лишь слегка расширенную часть последнего. Самая значительная выпуклость его обращена к спине, иногда даже немного направо. За ним следует двенадцатиперстная кишка, которая, постепенно расширяясь, заканчивается передним входом. Кишечный жолоб в конце этого дня имеет длину всего лишь в $\frac{1}{3}$ линии. В заднем отделе пищеварительного канала находится толстая кишка, границу которой обозначают слепые кишки, в остальном ничем не отличающаяся от тонкой кишки, которая переходит в задний вход. Ротовое отверстие широкое. Заднепроходного отверстия на четвертый день я еще не мог обнаружить.

h. Легкие.

Сосудистый слой в уже образованной части пищеварительного канала стал еще более рыхлым и напоминает полупрозрачный студень. Легкие еще больше выдаются вниз из этого слоя, но они все еще соединяются с пищеварительным каналом через посредство листка, приподнятого при их отделении. Трубка в каждом зачатке легкого расширилась сзади в виде маленького пузыревидного мешочка, и сильно вытянулась вперед, так что оба бронха сходятся под очень острым углом. Затем следует короткий общий канал, который в конце этого дня часто бывает длиной лишь в $\frac{1}{6}$ линии; это дыхательная трубка, которая позади полости глотки сливается с пищеводом.

i. Печень.

Печень превратилась в два плоских тела, которые наподобие пластинок охватывают воротную вену. В эти пластинки входят дальнейшие разветвления обоих печеночных протоков. Внутренняя поверхность печеночных протоков зерниста, как и внутренняя поверхность кишечника. Оба печеночные протока не только удлинились внутрь печеночных лопастей, но и больше вытянулись из кишки, так что чаще всего они сходятся уже у основания, а в конце дня, обычно, образуют общий канал. Между ходами печеночных каналов проникли удлинившиеся ветви вены.

Поджелудочная железа еще не прорвалась над поверхностью сосудистого слоя или же выделяется очень незначительно.

k. Поджелудочная железа.

Слепые кишки образуют еще короткие и тупые конусы, стоящие вертикально на оси пищеварительного канала.

l. Слепые кишки.

Мочевой мешок, который в предыдущий день и в начале этого дня лишь мало увеличивался, так как по условиям своего возникновения он неизбежно внедряется между серозным и сосудистым листками хвостовой складки, во второй половине четвертого дня растет очень быстро, после того, как повсюду произошло разъединение обоих листков, чему мочевой мешок, повидимому, содействует. Сначала он просовывается между упомянутыми листками хвостовой складки, а затем, продолжая расти, и между этими же листками правой боковой складки. При этом он становится тоньше и прозрачнее. Его основание вытягивается в полый стебель. Кончик его приобретает шаровидную форму и в конце этого дня он имеет размеры семени вики или горошины. В его сосудистом слое находится прекрасная сосудистая сеть, которую он извлек из тела и которая образовалась разветвлением ветвей аорты. Внутренний слой или слизистый листок от него очень легко отличим.

m. Мочевой мешок.

Щель в брыжейке суживается частью вследствие того, что листки брыжейки прикладываются друг к другу также и вверху, частью же вследствие заполнения просвета небольшим количеством образовательной тканим.

n. Щели в брыжейке.

Вольфовы тела содержат продольно направленный кровеносный сосуд. Темные поперечные полоски увеличились и являются несомненно полыми трубочками с темной стенкой, наподобие печеночных ходов при их первом образовании; только последние много у́же. Однако кажется, что они содержат кровь. Если они действительно содержат кровь, то они несомненно открываются в продольный сосуд.

o Вольфовы тела.

Обе главных ветви, на которые расщепляется аорта, у́же во второй день, хотя и проходят на том же месте, на котором позже оказываются вольфовы тела, однако уже на третий день,

p. Сосудистая система.

и еще более на четвертый, аорта оказывается проходящей в виде неразделенного ствола, почти достигая мочевого мешка, и только здесь она расщепляется на две ветви; брыжеечная же артерия становится теперь просто ветвью этого общего ствола. Таким образом, кажется, что обе главные ветви аорты действительно сузились (вероятно путем удлинения из среднего ствола), и нельзя быть уверенным в том, как можно было бы думать, что из этих первоначальных основных стволов образовались вольфовы тела. Но все же обращает на себя внимание то, что между передними концами вольфовых тел аорта много шире, чем на дальнейшем своем протяжении, и потому также возможно, что ствол аорты здесь делится и что продолжение между обоими первичными ветвями возникло лишь позже. Стволы сосудов, на которых образуются вольфовы тела, возможно, являются скорее венами, соответствующими аорте, и следовательно отвечали бы главным корням нижней полой вены. На четвертый день очень ясно видна также еще и яремная вена, несущая кровь обратно из головы, а в нижней краевой части каждой брюшной пластинки имеется еще по вене, которые сливаются каждая с яремной веной своей стороны до вступления ее в сердце. Эта вена, видимо, является межреберной веной. Она возникает, как уже отмечалось и как здесь яснее, чем в любом другом месте, можно наблюдать, таким образом, что вещество тела в отдельных пунктах становится жидким, жидкость скопляется, становится красной, приобретает форму кровяных точек и лишь постепенно начинает течь по протокам. В теле эмбриона, насколько можно наблюдать, образование вен предшествует образованию артерий.

На четвертый день система воротной вены уже очень ясно обособляется от системы полой вены вследствие того, что воротная вена разветвляется в печени на сравнительно необычайно широкие короткие каналы, а также и вследствие того, что тот венозный ствол, в котором воротная вена, правда, еще удлиняется со своим стволом, до сердца проходит весьма заметное расстояние.

Венозная часть расположена еще целиком влево от сердца. Оба ушка сердца заметно увеличиваются и приобретают складки. Они открываются в общий венозный мешок. Утолщение стенки, которое первоначально существовало только в ушках сердца, распространяется от них на четвертый день и на лежащий между ними венозный мешок, который в конце четвертого дня уже не имеет первоначальной венозной стенки. Поэтому я намерен с этого времени оба ушка сердца вместе с венозным мешком называть (еще простым) «предсердием». Камера сердца постепенно сильно заостряется. Ее верхушка обращена сначала больше направо, но затем все больше смещается назад. Стенки ее становятся значительно темнее, а также и передний край ее в конце этого дня обычно не кажется очень светлым. Светлый промежуточный канал (canalis auricularis) между желудочком и предсердием становится крупнее. Валик аорты утолщается с главным выгибом книзу влево и, повидимому, только теперь заслуживает названия отдельной части сердца. Внутренняя полость обладает в середине большой шириной, что обнаруживается хотя бы уже благодаря проходящей при циркуляции крови. Если сделать тонкие поперечные разрезы, то можно заметить, что полость не является цилиндрической, но на каждом поперечном срезе образует щель, узкую посредине, а к обоим сторонам более широкую. Если вырезанный кусок немного длиннее, то через щель нельзя смотреть с одного конца до другого, так как дважды перерезанная полость немного закручена вокруг своей оси. Камера внешне выглядит еще неразделенной. Внутри же находится сильно выступающая складка, которая разделяет полость на два отделения, сообщающихся вдоль свободного края складки. Последняя с одной стороны тянется до основания луковицы аорты, с другой же до ушкового канала. Имеется ли она также в венозном мешке, я не мог различить, так как он недостаточно прозрачен, чтобы без расчленения в нем можно было бы обнаружить внутреннюю складку, и слишком мал, чтобы его можно было успешно расчленить. Складка в сердеч- ч. Сердце.

ной камере кажется мне лишь увеличением видимой уже на третий день складки. Но теперь она пробегает своеобразно искривляясь, так что ею отделяется правая и вместе с тем задняя часть от левой и передней. Оба отдела открываются совместно в полость луковицы аорты.

г. Жаберные дуги и сосуды в них.

Замечательные изменения происходят с сосудистыми дугами и относящимися к ним жаберными дугами и жаберными щелями.

Прежде всего, кровяной ток в первой дуге становится все менее заметным, и в конце этого дня я его уже никогда не видел. Причиной тому является отчасти утолщение дуги, отчасти же действительное уменьшение кровяного тока. Вторая артериальная дуга также становится постепенно слабее, но все же в конце дня при должной внимательности распознается, если только зародыш не потерял крови. Третья и четвертая дуги, напротив, очень усиливаются, и основная масса крови проходит через них. В течение этого дня образуется также пятая, самая задняя, дуга, которую с левой стороны я находил всегда более слабой, чем с правой. Таким образом, в конце этого дня мы снова имеем 4 потока крови, которые, однако, не отвечают потокам третьего дня. Что в этом я не ошибся, доказывается многократными наблюдениями, которые в отдельности здесь невозможно привести. Во время этой метаморфозы на четвертый день первая жаберная дуга сильно утолщается, и ее нижний край становится шишковатым. Так как она имела этот вид в слабой степени еще в третий день, то уже по этому одному обнаруживается ее идентичность. Вторая дуга, напротив, поднимается кнаружи, внутрь листка, который сверху и снизу переходит в общую поверхность шеи, в середине же сильно выдается своим эллиптическим краем; выпуклый край этого листка сначала направлен почти прямо наружу, но по мере роста все более назад, так что в конце четвертого дня надо смотреть несколько сзади, чтобы заметить значительную вторую жаберную щель, которую он немного

закрывает.* Между четвертой и пятой артериальными дугами образуется продолговато-округлая щель, в то время как другие щели немного увеличиваются, за исключением передней щели; последняя во второй половине четвертого дня заполняется нежной образовательной тканью и в конце этого дня полностью закрывается, лишь своей прозрачностью свидетельствуя о своем прежнем существовании. Следовательно, мы имеем здесь также три жаберные щели, которые, однако, не соответствуют прежним, причем одна новая прибавляется, а одна прежняя исчезает (§ 5, о). Весь аппарат жаберных дуг, рассматриваемый снизу, имеет удивительное сходство с жаберной системой рыб, особенно если мы имеем ее в виде скелета. Все дуги стали немного толще, более всего, конечно, первые две, и их нижние концы не просто соединяются тонкой кожицей, как на третий день, но они все сходятся вместе, а по средней линии располагается полоска более плотной образовательной ткани, подобная срединному ряду косточек в жаберной коробке рыб. Если раскрыть полость глотки, то видно, что она спереди шире, а назад воронкообразно суживается. В передней части над обоими первыми жаберными дугами имеется слегка утолщенное, но еще неясно отграниченное место. Это утолщение уже имеет два коротких отрога, обращенных назад. Я рассматриваю его за первую закладку подъязычной кости.

Поскольку самый сильный ток крови проходит через третью и четвертую артериальные дуги, то теперь еще бóльшая часть артериальных корней становится сонной артерией. В этот день, кроме них, я нашел сосуд, который я счел за позвоночную артерию. Кровь, направляющаяся к мозгу, распространяется по мозговым пузырям почти лучеобразно несколькими дугами и собирается в вены, из коих одна в виде кровеотвода лежит по срединной линии четверохолмия. Из аорты выходят очень ясно развитые веточки во все межпозвонковые промежутки.

---

* Этот листок Ратке[40] называет «жаберной крышкой», значение которой он, повидимому, имеет.

В сосудистом поле и вены, и артерии с их разветвлениями лежат тесно рядом друг с другом.

s. Позвоночник.

Зачатки позвонков в спинных пластинках удлиняются книзу по направлению к аорте, благодаря чему ствол позвоночника более развивается, но сверху они не достигают друг друга.

t. Конечности.

Конечности превращаются из полосок в листочки, которые являются сзади более широкими и закругленными, и больше не кажутся сидящими на краю брюшных пластинок, но имеют, поскольку последние стали шире, свое основание также на борозде между брюшными и спинными пластинками.

u. Центральная часть нервной системы.

В спинном мозгу оба листка дифференцируются еще больше и обособляются от чрезвычайно нежной оболочки, которая еще очень плотно прилегает к листкам спинного мозга и без повреждения едва ли может быть отделена. Поэтому я не мог распознать, срощены ли сверху между собой листки спинного мозга или нет, но кажется, что они сдерживаются вместе только оболочкой; внизу же они соединены тонкой массой, не относящейся к оболочке. Каждый листок разделяется ясной внутренней бороздой на верхний и нижний тяжи, из коих нижний крупнее. В продолговатом мозгу оба листка широко расступаются; морщинки, наблюдаемые на третий день, стали отчетливыми поперечными полосками. Четвертая мозговая полость покрыта еще листком, который, повидимому, содержит нервную массу. Такой вид он имеет не только под микроскопом, но и в спирте он становится совершенно белым, как нервная масса. Этот прилегающий сверху листок плотно пристает к листкам спинного мозга по всей окружности четвертого желудочка, однако может быть без всякого разрыва легко от них отделен и кажется утолщением более обособившейся здесь оболочки. Из всего этого вытекает, что из первоначальной каналовидной закладки центральной части нервной системы от самого мозга отделяется оболочка, что этот мозг является кверху расщепленным, что на пятый день становится еще много заметнее, и что на четвертом желудочке, где листки

мозга больше всего раздвинуты, сверху лежит слой нервноподобной массы, совершенно так, как на четвертой мозговой полости многих амфибий. Эта налегающая масса как у амфибий, так и у куриного зародыша отделена от мозжечка и продолговатого мозга. Мозжечок уже ясно наблюдается. Листки спинного мозга, после того как они образовали четвертый желудочек, растягиваются с каждой стороны в более отвесно стоящий округлый листок. Оба листка сзади широко расходятся, а спереди сходятся и охватывают короткий и узкий канал, который ведет в пузырь четверохолмия. Эти листки были в сущности заметны еще на третий день, хотя и менее ясно, так как вообще они еще не были отчетливо отделены от наружной оболочки. На четвертый же день характер мозжечка уже несомненен, даже если у него и не все части, свойственные мозжечку высших животных, налицо. Четверохолмие образует самый большой пузырь. Сверху он кажется закрытым; полость, которую он содержит, мы будем называть сильвиевой мозговой полостью. Следующий за ним мозговой пузырь, самый ранний из всех и первоначально самый передний, составляет область третьего мозгового пузыря, более низкого и короткого, нежели только что описанный. Из середины крыши этой мозговой полости уже во второй половине этого дня нервная масса несколько оттягивается, так что по средней линии становится заметным светлый просвет. Одновременно в крыше этой полости получается неглубокая бороздка в поперечном направлении. Третья мозговая полость глубоко спускается к основанию черепа, и это ее удлинение является воронкой. Поскольку четверохолмие расположено больше кпереди (по отношению ко всему зародышу), и вообще все части мозга, первоначально лежавшие друг за другом, постепенно совместно изгибаются, то остается про́свет между воронкой, мозжечком и четверохолмием. Просвет теперь у́же, чем на третий день. В этом просвете лежит спинная струна, а также окружающая образовательная ткань, принадлежащая к стволу позвоночника, со все усиливающимся загибом. Со

стороны лба и теменной области боковые желудочки отграничены друг от друга глубоко опускающейся складкой, которая, однако, их не полностью разделяет. Повидимому, их нервные листки в середине встречаются, однако они еще не ясно отделены от оболочки. Мозг, таким образом, состоит из пузырей, которые я назвал по желудочкам, так как иначе не доставало бы названия для обозначения пузыря для третьей мозговой полости. Только стенка этих соединенных друг с другом пузырей уже не является таким простым листком, как в третий день. Если в спинном мозгу нижний тяж каждой стороны выражен яснее, то продолжение его в головном мозгу в виде выпуклого тяжа оказывается еще виднее. Этот тяж, хотя с боков он все время и переходит в боковую стенку, можно ясно видеть на дне четвертой мозговой полости и сильвиевой полости вплоть до третьей мозговой полости. Здесь этот тяж образует воронку. Но если в начале третьего дня задняя стенка воронки казалась собственно концом нижнего края спинного мозга, а в конце третьего дня, когда уже обнаруживаются первые признаки тяжа, переход в переднюю и заднюю стенки воронки был равномерным, то на четвертый день переход в заднюю стенку оказывается слабо выраженным по сравнению с весьма утолщенным переходом в переднюю стенку. Теперь последняя является собственно концом тяжа, в который он переходит с заметным утолщением, снабжая вход в воронку валикообразным краем. Означенный конец тяжа образует в передней стенке воронки утолщение, которое выглядит почти как внезапный загиб, однако из-за малых размеров частей судить об этом с определенностью невозможно. Наконец, тяж теряется, отсылая едва заметно приподнятое продолжение в пузырь бокового желудочка своей стороны или в полушарие большого мозга.

v. Нервы органов чувств и органы чувств.

Некоторые из мозговых желудочков удлиняются в полые чувствительные нервы. Полые входы в них ясно и без большого труда распознаются на уплотненных мозгах с внутренней стороны мозговых пузырей, а именно, вход в слу-

ховой нерв виден из четвертой мозговой полости между листками мозжечка и листками продолговатого мозга; вход в зрительный нерв из третьего желудочка перед воронкой; вход в обонятельный нерв из бокового желудочка на нижней его поверхности. Так как никакой волокнистости еще нельзя обнаружить, то о переходе отдельных частей мозга можно судить только по внешним очертаниям; судя же по ним, чувствительные нервы возникают, повидимому, не из ограниченных участков, а из всей окружности мозговых пузырей. Так, например, зрительный нерв идет не из того места, которое впоследствии становится зрительным бугром, а в прямом смысле слова является удлиненной частью мозгового пузыря, содержащего третью мозговую полость.

Согласно такому представлению чувствительные нервы вообще являются выпячиваниями мозга в телесную массу, а органы чувств — видоизменениями их, вызванными этим процессом.

Всего яснее оправдывается сказанное на глазе. Если вскрыть уплотненный в спирте глаз от четвертого дня, то в нем мы найдем сравнительно очень толстую и плотную сетчатку, которую можно без особого труда полностью отделить от других листков. Этот мозговой листок образует плотную шаровидную полость, соединенную полым каналом с третьей мозговой полостью, и потому может по справедливости рассматриваться как отошедший в сторону мозговой желудочек. Канал, вытягивающийся в этот желудочек, т. е. будущий зрительный нерв, направляется изнутри наружу, затем внезапно растягивается в сетчатую оболочку и притом так, что в том же направлении, которое зрительный нерв имел еще до вступления в глаз, на задней поверхности сетчатой оболочки (или нижней, если голову поставить на основание черепа), проходит светлая полоска, в которой сетчатка сильно утончена. Во всяком случае эта полоска завернута также и внутрь, хотя и очень немного. Утонченное место выглядит совершенно так же, как в третий день углубленная борозда, проходящая через нижнюю среднюю линию всех мозговых

w. Глаз.

пузырей (§ 5, aa), или нижний шов спинномозговых листков. Поэтому каждая сетчатая оболочка сзади (или снизу) кажется почти расщепленной.

Пузырь сетчатки не содержит такого жидкого содержимого, как мозговые пузыри, а содержит густо-жидкий белок, стекловидное тело, которое после обработки спиртом может быть вылущено. Далее, пузырь сетчатки не повсюду замкнут нервной массой, а несет круглое отверстие на конце последней, занятое хрусталиком. Последний имеет довольно значительные размеры. Сумка ясно различима от самого хрусталика. Пузырь сетчатки окружен совершенно обособленной оболочкой, которая на внутренней поверхности уже имеет густую темную окраску. Но эта ее окраска доходит только до сумки хрусталика, как и сетчатка. Против этого места она совсем прозрачна, и плотно прилегает к передней стенке сумки. Именно своему противопоставлению сетчатке она должна быть обязанной своей темной окраской, так как под полоской, где сетчатка утончена, эта оболочка остается неокрашенной. Это место и отвечает неоднократно описанной так называемой трещине в сосудистой оболочке, которая, однако, не представляет нарушения ее непрерывности. Наружная кожа плотно прилегает к глазной оболочке; она утончена и выпукла и без следов век. Передняя глазная камера отсутствует.

x. Ухо. Об ухе я могу лишь сказать, что его внутренняя часть еще более прикрыта, чем на третий день. На дне глоточной полости я обнаружил, однако, глубокую, направленную к уху ямку, вероятно начало евстахиевой трубы.

y. Нос. На том месте, где на третий день появляется обонятельный нерв, на четвертый день в уплотненной уже черепной массе видна продолговатая ямка с выступающими краями; это обонятельная ямка. Обе обонятельные ямки лежат довольно близко друг от друга.

z. Верхняя челюсть. Под глазом и притом начиная от заднего края его и вырастая вперед возвышается узкая полоска из образовательной ткани. Это будущая верхняя челюсть. Нижняя челюсть как

таковая еще не различима, хотя она уже и имеется, так как первая жаберная дуга превращается в нее, а поскольку на четвертый день она становится толще, чем другие дуги, то этим самым превращение ее в нижнюю челюсть тоже уже началось.

аа. Другие части яйца.

Что касается метоморфоза яйцевых частей, то мы замечаем дальнейшее уменьшение белка, особенно над желтком, вследствие чего последний с окружающей его оболочкой часто касается скорлуповой оболочки. По этой причине и через то обстоятельство, что значительная часть сосудистого поля стягивается у воздушного пространства, кажется, что сосуды этого поля подвергаются непосредственному воздействию воздуха. Именно сосудистое поле постепенно распространяется за половину желточного шара, прочее же пространство почти целиком занимает желточное поле, так что внизу едва ли остается кружок в несколько линий диаметром, не покрытый зародышевой оболочкой. Желточная оболочка стала значительно нежнее и легко разрывается. Желток заметно увеличился и стал большей частью жидким, одновременно получив беловато-желтую окраску. Он походит на эмульсию. Это превращение начинается сначала под зародышем и далее распространяется по всей окружности желточного шара. Воздушное пространство значительно увеличилось.

§ 7

Пятый день

a. Предварительное замечание.

Пятый день, повидимому, предназначен завершить то, что началось в третий и в четвертый дни, а также подготовить те отношения, которые вступят в действие во время третьего периода; отшнуровывание эмбриона достигает теперь наивысшей степени. Мочевой мешок становится органом дыхания.

b. Отшнуровывание. Желточный проток.

Дело в том, что пупок суживается со всех сторон, причем к концу этого дня кишечный пупок представляет собою уже

узкий канал, ведущий вертикально в кишку. Этот канал является желточным протоком, который с этого момента и почти до самого рождения цыпленка остается без изменений. Передний и задний ходы в пищевой канал сошлись вместе, и ни одна часть кишечника не является более желобовидной. Кожный пупок является, правда, значительно более широким, чем кишечный пупок, но все же после прохождения широкой части мочевого мешка, за которой теперь следует тонко вытянутый стебелек, становится гораздо более узким по сравнению с четвертым днем. Он окружает желточный проток и стебелек мочевого мешка вместе с принадлежащими им сосудами.

c. Положение мочевого мешка.

Мочевой мешок лежит теперь большей своей частью вне тела и входит в последнее только стебелек. Поскольку мочевой мешок проник между брыжеечной и брюшной пластинками правой стороны (§ 6, m), то он всегда располагается с правой стороны эмбриона, а именно — в промежутке между верхним и нижним слоями головной складки, а когда последняя исчезает, то между амнионом и серозной оболочкой. Мочевой мешок достигает 4—5 линий в поперечнике и очень богат сосудами.

d. Серозная оболочка.

Но оба листка амниона также подвергаются метаморфозу. После замыкания амниона они отделяются друг от друга, и этому отделению, повидимому, способствует также и увеличение мочевого мешка. Благодаря этому 1) амнион становится обособленной кверху самостоятельной оболочкой, 2) из верхнего листка образуется новая оболочка, которая прикрывает сверху амнион вместе с зародышем, но кнаружи заходит так же далеко, как и зародышевый диск, являясь как раз его серозным листком. Только этот серозный листок оказывается теперь далеко обособленным от нижнего слоя, так что получается обширное пространство между амнионом, более глубоким слоем зародышевого диска и отделившимся серозным мешком, причем в эту полость переходит через кожный пупок брюшная полость эмбриона.

После возникновения этой новой наружной оболочки, которую мы называем «серозной оболочкой», следует заметное утончение, а затем и разрыв желточной оболочки. Как скоро этот разрыв произошел, белок быстрее, чем до того, отходит от желтка и направляется к острому концу яйца, где можно наблюдать еще некоторое время градинки.

e. Расширение зародышевого диска.

Зародышевый диск тем временем настолько увеличивается, что сосудистое поле занимает почти две трети желтка, а желточное поле — остальное пространство. Желточное поле отличается большой тонкостью и настолько крепко пристает к белку, что при отделении белка легко разрывается; отсюда — указание на то, что желток здесь вовсе не полностью окружен и что отверстие в его оболочке закрывается белком наподобие пробки, чему, по моему мнению, определенно противоречит тщательное наблюдение.

f. Исчезновение головной складки.

Так как расщепление внутри зародышевого диска все прогрессирует, то под конец не остается ничего, что могло бы поднимать вверх нижний слой по краю головной складки. Тот угол, который был образован периферией головной складки, теперь благодаря разъединению исчезает. Вся периферия снова погружается, и вследствие этого картина головной складки исчезает, если только не считать за таковую воронкообразный переход зародышевого диска в желточный проток, примыкающий к нижней поверхности зародыша.

g. Форма эмбриона.

Эмбрион лежит полностью на левом боку и настолько сильно изогнут, что голова и хвост по большей части соприкасаются. А так как мочевой мешок располагается на правой стороне эмбриона, то он достигает наивысшей точки и отделяется от скорлуповой оболочки только серозной оболочкой.

Голова по своей массе равняется туловищу. Четверохолмие сильно выступает, шея быстро растет, но остается на нижней стороне все еще более короткой, чем на верхней, так что ее невозможно выпрямить. Затылочная часть позади головы развита особенно сильно и почти равномерно искривлена в виде большой дуги.

Брюшные пластинки сильно увеличились в вышину. Полость тела еще несколько заходит в шею. Печень располагается уже в туловище, в области передних конечностей, но по отношению к сердцу более или менее перед ними. Оттягивание сердца назад, вероятно, влияет на искривление шеи, так как дуги сосудов еще связаны с полостью глотки и, повидимому, оттягиваются сердцем назад.

h. Кишечный канал.

Обе половинки кишечника образуют совместно острый угол по отношению к желточному протоку, так как брыжейка сильно увеличилась в своей средней части.

Ширина пищевода в общем увеличилась и отдельные части выступают более определенно. Желудок не только резко отграничен от кишки, но и значительно расширен, торчит влево в виде слепого мешка и становится более толстостенным.

i. Органы дыхания.

Легочные лопасти почти полностью обособились от пищевода, однако весьма заметно удлинившаяся средняя часть еще плотно к нему прилегает. Произошло не только удлинение ветвей дыхательной трубки, но вырос, хотя и в меньшей степени, и сам ствол ее, причем его окружает, так же, как и пищевод, узкий и темный канал, образованный слизистой оболочкой с толстым наружным сосудистым слоем. Таким образом, оказывается, что пищевод и дыхательный путь обособляются друг от друга в результате постепенного удлинения перегородки кпереди.*

k. Печень.

Печень достигает значительной величины. Обе ее лопасти стали толще и внутри обладают, повидимому, губчатым строением. При более внимательном исследовании всюду между желточными ходами обнаруживаются широкие разветвления вен. Желчные ходы имеют общий ствол.

l. Поджелудочная железа. Первая петля кишки.

Поджелудочная железа выступает из сосудистого слоя и приподымает часть последнего от пищевода. В месте появления поджелудочной железы кишка образует сильное закру-

---

* Или дыхательная трубка все более растягивается.

чивание. Этим путем возникает первый изгиб или петля, свойственная двенадцатиперстной кишке, которая на следующий день становится яснее. Вместе с началом выгибания желудка сосудистый слой этого участка испытывает сильное утолщение. Так как наиболее сильный выгиб желудка первоначально располагался сверху и иногда несколько вправо (§ 6, g), на пятый же день желудок поворачивается таким образом, что выпуклая сторона его направлена влево, то самый наружный слой сосудистого слоя, не принимающего участия в поворачивании, отделяется от желудка и позже преобразуется в обособленный листок — сальник.

m. Сальник. Селезенка.

В этом листке впервые на пятый день можно заметить кроваво-красное тельце — селезенку.

n. Слепые кишки. Толстая кишка.

Слепые кишки сохраняют еще форму тупых конусов. Толстая кишка совсем короткая. Появляется порошица в виде простой поперечной щели. Вследствие этого хвостовая часть получает окончательное отграничение.

o. Вольфовы тела.

Вольфовы тела сильно увеличились как в высоту, так и в ширину и необычайно богаты кровью. На их внутренней поверхности появляется округлая полоска образовательной ткани — семенник или же яичник. Кверху и кнаружи образуется другая листовидная часть, переходящая от вольфова тела в стенку брюшной полости. Полые поперечные ходы в вольфовом теле ветвятся и извиваются. После отмирания эмбриона в вольфовом теле наблюдаются отдельные капельки крови, и мне ясно казалось, что эти скопления крови лежат внутри упомянутых ходов; поэтому я не могу не подтвердить здесь еще раз высказанный уже ранее взгляд (§ 5, x), что вольфовы тела первоначально образуются из разветвлений одного сосудистого ствола, установить который с уверенностью мне не удалось, что будет ближе разобрано в следующем отделе. На пятый день можно ясно наблюдать, как ствол полых вен отходит с внутренней стороны передних концов обоих вольфовых тел многими маленькими корешками и затем подымается кверху позади печени.

р. Сердце. Сердце стянулось еще сильнее, чем раньше, так что предсердие граничит с корнем аорты. Правда, первое располагается все еще слева и слегка кзади, а второй справа и несколько спереди, но все же левое сердечное ушко настолько отодвинулось назад, что имеет почти одинаковую высоту с правым, а последнее лежит не только на левой стороне предсердия, но уже и слегка над ним. Верхушка предсердия обращена назад и получила более заостренную форму. Оба сердечных ушка сильнее рубчаты и несколько искривлены книзу; на среднем венозном мешке обнаруживается снаружи начало перетяжки.

Ушковый канал достиг наибольшей длины и столь прозрачен, что в нем можно рассмотреть внутреннюю складку в виде темной полоски. Сердечная камера представляется совершенно темной; перегородка же в ней настолько увеличилась, что делит внутреннюю полость на две камеры, стоящие друг с другом в связи лишь при помощи удлиненного отверстия. Внутри луковицы аорты имеются два раздельных друг от друга хода, снаружи не различимые. Очевидно, середина щелевидного канала, найденного нами на четвертый день, успела уже срастись. Оба хода, повидимому, несколько взаимно закручены, так что один из них, лежащий более внизу, идет в направлении сзади и справа, наперед и влево, другой же, проходящий больше сверху, — сзади и слева, наперед и вправо. Другими словами, первый из них отходит от правого отдела камеры, второй же из левого. Повидимому, они возникли благодаря двум различным токам крови. Дело в том, что поскольку складка в сердечной камере все более преобразовывается в косостоящую неполную перегородку, то ток крови должен в ней разделяться на два; один из них направляется больше к брюшной стороне, в полость, предназначенную развиться в левую камеру. Когда он у верхушки камеры поворачивается, чтобы попасть в простой первоначально канал луковицы аорты, то он неизбежно получает, помимо направления сзади наперед, еще и направление слева направо и

снизу вверх. Ток во второй полости пробегает больше сверху и вправо и при повороте получает направление справа налево и сверху вниз. Направление сзади наперед свойственно обоим токам, но поскольку у обоих имеется еще и иное направление, то это приводит к тому, что они, хотя и втиснуты в равномерный и почти круглый первончально канал (на третий день), постепенно проводят в этом канале борозды в двух направлениях (на четвертый день, § 6, q). Оба направления не могут, однако, полностью разойтись, но так как вся кровь находит себе выход лишь через описанные выше сосудистые дуги аорты, то оба тока в одной дуге должны постепенно получить обратное направление. Отсюда и получается спиральное закручивание. Только позднейшим изменением направления можно, по моему мнению, объяснить возникновение легочной артерии. Позже мы вернемся к последней снова (§ 9, s), теперь же оставим ее на время, иначе все явление окажется слишком сложным, по крайней мере для описания. Все же мы обращаем внимание на то, что как раз вследствие того обстоятельства, что оба тока, после того как они, перекрещиваясь, разошлись, снова должны направиться навстречу друг другу, возникает клубневидная форма луковицы аорты, характеризующая ее в конце четвертого и в начале пятого дня. Это вздутие является следствием бокового расширения внутренней полости и нарастает постепенно сзади наперед. В конце пятого дня оно бросается в глаза уже несколько меньше, так как расширение теперь достигло самого переднего конца.

Таким образом, после того, как внутренняя полость на четвертый день получила вид закрученной щели и оба тока крови проходят по углам этой щели, в незаполненную середину щели проникает соседняя образовательная ткань, и из воображаемой щели получаются два взаимно закрученных спиралью канала. Перегородка между последними еще узкая.

q. Жаберный аппарат.

В конце предыдущего дня мы наблюдали четыре сосудистых дуги, из коих обе средних были наиболее сильно развитыми. Передняя (первоначально вторая) дуга становится на

пятый день все слабее и вскоре делается вовсе неразличимой. Самые задние дуги, бывшие в предыдущий день еще очень слабыми, развиваются сильнее, хотя левая и не достигает такого развития, как правая. Поэтому с правой стороны наблюдаются три крупные сосудистые дуги, с левой же при поверхностном осмотре часто только две; третью можно заметить лишь при более внимательном наблюдении.

Первоначальная первая жаберная щель становится тем временем совершенно неразличимой; четвертая, или самая задняя, щель сохраняет малые размеры и отличается более округлой формой по сравнению с другими. К концу пятого дня обе задние щели замыкаются. Несколько дольше сохраняется первоначально вторая щель; хотя она и прикрывается постепенно увеличивающейся и направленной назад лопастью, которую Ратке назвал «жаберной крышкой», но все же при поднятии последней ясно заметна еще под конец этого дня. Перед своим зарастанием задние щели также направлены несколько косо, и для того, чтобы их увидеть, приходится жаберные дуги сдвинуть несколько наперед. Получается впечатление, будто жаберные дуги оттягиваются назад сосудистыми дугами. Первоначально первая жаберная дуга, однако, сильно утолщается и заметно выступает над плоскостью расположения остальных жаберных дуг. Вследствие этого и сросшаяся теперь с ней жаберная крышка устанавливается более плоско. Дело в том, что первая жаберная дуга находится теперь на пути своего превращения в нижнюю челюсть. Последняя, следовательно, никогда не слагается из двух раздельных половинок, но обладает посредине в продолжение всего пятого дня одной лишь выемкой. Над обеими первыми дугами, т. е. ближе к полости глотки, образуется подъязычная кость, обе задние ветви которой я смог теперь ясно различить. Они лежат сначала на второй жаберной дуге и их концы поэтому обращены к жаберной крышке, как у рыб.

г. Спина. Позвоночник.

Спина все еще остается плоской, зато борозда между спинными и брюшными пластинками является довольно глу-

бокой. Половинки позвонков встречаются друг с другом снизу и замыкают спинную струну, которая стала значительно толще. Повидимому, и сверху они достигают друг друга тонкими отрогами, по краям же делаются более плотными, причем в них отлагается темнозернистая масса. Она занимает как внутреннюю, так и наружную поверхность каждого позвонка. Темная масса наружной поверхности переходит без перерыва до самых брюшных пластинок, и эта часть темных полос должна содержать как поперечные отростки, так и ребра. На пятый день я мог, наконец, впервые распознать спинномозговые нервы, но и то лишь после того, как я оторвал брюшную пластинку от позвоночника, причем были видны нежные кончики нервов между каждыми двумя позвонками.

Конечности заметно удлинились кзади и изменили свою форму. Из округленного почти топоровидного листочка, каким они представляются на четвертый день (§ 6, t), они становятся долотообразными. Другими словами, они состоят из круглого стебелька, оканчивающегося языковидным листочком. Основание стебелька находится в бороздке между спинной и брюшной пластинками соответственно предназначению конечностей. До самого этого времени конечности настолько сходны, что, будучи отрезаны, они лишь с трудом могут быть отличены друг от друга. Стебелек образует обычно еще в течение пятого дня угол, соответствующий для передней конечности локтевому, а для задней коленному суставу. Оба сустава совершенно одинаковы. В плече и в бедре имеется темное пятнышко — зачаток будущих хряща и кости; в предплечье и голени наблюдаются по две темные полоски. Внутри языковидной концевой части содержится более темная внутренняя, еще не разделенная лопасть, повторяющая форму всей лопасти. К концу пятого дня языковидный конец становится шире. s. Конечности.

Челюсти развиваются на пятый день гораздо быстрее, в чем они сходятся с конечностями. О нижней челюсти была уже речь раньше, когда мы касались жаберных дуг. Верхняя челюсть постепенно становится довольно крупным щитком, t. Челюсти.

который расположен под глазами и удлиняется навстречу спускающемуся сверху между обеими обонятельными ямками лобному выступу, не достигая его, однако, в этот день. Таким образом, верхняя челюсть является не только не соединенной, но и двурасщепленной.

u. Центральная часть нервной системы.

Весь спинной мозг окружен теперь ясно обособленной оболочкой. Лишь на некоторых участках мозговых пузырей эта оболочка как будто еще не полностью отделилась, особенно в середине покрышки. В общем, спинной мозг сжат с боков. Его наибольшая высота и ширина находятся против конечностей. Наиболее тонкой является шейная часть. В затылочном изгибе листки спинного мозга внезапно расходятся, становятся гораздо шире, а затем смыкаются в мозжечок, листки которого гораздо сильнее, чем до этого, торчат кверху (или кзади, если рассматривать мозг как таковой). Соединительная часть между мозжечком и четверохолмием вытянута в значительной величины канал, соответствующий задней части водопровода взрослых птиц. Пузырь же четверохолмия сильно увеличен и вследствие этого полностью заходит за задний водопровод и кпереди за часть третьей мозговой полости. Пузырь этой последней полости расширился менее всего и поэтому едва сохраняет вид пузыря. Зато дно его удлинилось. Дело в том, что входные части к зрительным нервам и их ближайшее окружение отклоняются назад (или книзу, если представить себе, что мозг поставлен на его основание) и образуют под (перед) воронкой похожий на нее выступ. Оба входа вследствие этого сильно сближаются. Это удлинение мы называем «ямкой зрительных нервов». Ее можно различить уже на четвертый день. Верхняя, идущая в поперечном направлении бороздка, которая была заметна в предыдущий день в крыше этого участка (§ 6, u), привела к обособлению на пятый день задней, более цилиндрической части от передней, более пузыревидной. В этой части оба мозговых листка сверху расходятся. Пузырь, отвечающий боковым желудочкам или большому мозгу, погружен в се-

редине крыши очень глубоко, а пузырь, соответствующий сильвиевой мозговой полости (четверохолмие), — менее глубоко. На этих внедряющихся складках я, однако, ясно видел с внутренней стороны мозговую массу. Поэтому я не могу считать мозг на этом месте расщепленным, хотя это и кажется так при рассматривании сверху, так как в щель погружается менее светлая оболочка и закрывает мозговую массу. Внутри мозга мы находим, что описанные выше тяжи (§ 6, u) сильно увеличились; мы можем уже назвать их мозговыми ножками, так как они, повидимому, образуют основу для всех частей мозга. Они тянутся через всю окружность воронки, будучи слабее всего в ее верхней (или задней, если мозг поставить на его основание) стенке и сильнее в нижней (или передней), которая одновременно является верхней (задней) границей перехода в ямку зрительных нервов; их наиболее мощная часть входит под конец в полушария, где они оканчиваются колбовидным вздутием перед вхождением в обонятельные нервы.

Головной мозг на пятый день оказывается сильнее всего изогнутым на себя своими передними частями. Если мы захотим описать мозг в этом отношении отдельно, не обращая внимания на искривление всего зародыша, и представляя себе мозг не покоящимся на своем основании, а образующим передний конец тела, то мы найдем, что на самом конце (более всего спереди) лежит четверохолмие, выдаваясь почти одинаково как кверху, так и книзу. От спинного мозга отходит под тупым углом книзу продолговатый мозг. После этого следует второй изгиб, также под прямым углом, так что ствол мозжечка направляется наперед. Затем идет под прямым углом изгиб и ствол четверохолмия. Отсюда изгиб продолжается в столь сильной степени, что верхушка воронки оказывается направленной кверху, к стволу мозжечка, а главное продолжение мозговых ножек в полушария проходит почти прямо назад. Раньше в этом направлении находился вход в ямку глазных нервов, а еще раньше — воронка. Последняя является той частью, которая перегибается ранее других и уже

на второй день загибается книзу перед загибом спинной струны (§ 2, m). Отсюда вытекает, что мозговая ножка в течение всего времени непосредственно переходит в ту часть головного мозга, которая более всего направлена назад. С изменением изгибания связано изменение в росте. Воронка еще на третий день очень широкая, но с усилением переднего изгиба и с оттеснением воронки по направлению к спинной струне рост ее уменьшается.

Для того, чтобы установить изменения изгибания самого головного мозга, я обозначил направления только по ним, причем область четверохолмия я считал передней. Но если принимать во внимание весь зародыш, то, поскольку на пятый день он является искривленным сильнее, чем в любой другой, мы находим, что четверохолмие еще более направлено книзу, чем наперед, так что самый передний участок зародыша оказывается, собственно говоря, незаполненным; я имею в виду выемку позади четверохолмия, между последним и продолговатым мозгом.

v. Глаз. Глаз сильно увеличился, сохранив свою белую полоску. В сетчатке эта полоска представляется теперь выпуклой и состоящей из двух тяжей, с бороздкой между ними, наподобие мозговых ножек в различных участках мозга. Я не нашел, чтобы окружающая темная оболочка была бы здесь выпяченной внутрь, как указывает Гушке (Huschke), хотя она и отлагает пигмент на наружную поверхность обоих нервных тяжей. Посредине же под нервной полоской она лишена пигмента, и для настоящего выпячивания вряд ли имеется место, так как бороздка между обоими нервными тяжами при рассматривании снутри является не выпуклой, а вогнутой, Такой, по крайней мере, представляется картина глаз, уплотненных в спирту. В свежем виде я их исследовал меньше. Во всяком случае, полоска в сетчатке состоит из двух валиков и очень нежной перемычки. Темная кожица глаза сначала казалась простой и продолжалась непосредственно в роговую оболочку. Теперь она начинает расщепляться; наружный бесцветный, но еще

тонкий листок стоит в непосредственной связи с роговой оболочкой и отвечает, таким образом, твердой оболочке (sclerotica); внутренний листок темно окрашен и оканчивается у края хрусталиковой сумки. Это сосудитсая оболочка. Стекловидное тело и его оболочка ясно выражены. Хрусталик сильно выпуклый.

Обонятельные ямки становятся значительно глубже и еще более разъединенными благодаря выдающемуся лобному выступу. w. Нос.

Ухо обозначается круглой выпуклой каймой. Но обычно эта ямка в течение пятого дня развита еще очень незначительно. Кнутри уже имеется, повидимому, отверстие через евстахиеву трубу. Наружное же отверстие образуется обычно на следующий день, появляясь, таким образом, тогда, когда жаберные щели уже закрылись. Впрочем, я нередко наблюдал его, когда еще имелась та или другая жаберная щель. x. Ухо.

§ 8

Общий характер второго периода

Если бросить общий взгляд на процессы, совершающиеся в течение второго периода, то прежде всего мы находим ряд таких, которые представляют собой продолжение начавшегося в первый период обособления эмбриона от зародышевого диска, затем процессы, которые имеют место в этот период впервые и являются для него существенными, и, наконец, прогрессирующие процессы внутреннего развития, как подготовка к будущему. a. Троякого рода процессы.

Отшнуровывание и обволакивание оболочками мы уже характеризовали как более высокую форму обособления, так как в результате их эмбрион отделяется от остальных частей яйца. Мы упоминаем здесь о них еще для того, чтобы показать в общем обзоре, каким образом процессы отшнуровывания и заключения в оболочки протекают по всей окружности эм- b. Продолжающаяся индивидуализация.

бриона, а именно сначала по продольной оси, и притом сперва на переднем, потом на заднем конце, позже по поперечной оси, и, наконец, по всей окружности. Так получаются сначала головная складка, затем хвостовая, а потом и боковые складки. Все они представляют собой лишь последовательно появляющиеся части общей складки, которая под конец играет роль единого целого и образует пупок. Совершенно так же появляется и амнионическая складка, сперва спереди, затем сзади и под конец на боках и в конце концов замыкается, срастаясь со всех сторон. Уже до этого в том же порядке появились желточные вены, сначала передние, потом задние и позже всего боковые. Еще раньше эмбрион испытал искривление спереди, потом сзади и, наконец, с боков. Мы видим, таким образом, что все процессы, касающиеся отношения эмбриона к зародышевому диску, протекают одинаковым образом; целый ряд отдельно друг за другом приведенных явлений может быть сведен к следующему простому положению. В то время, когда эмбрион свертывается выше указанным образом, то прилежащий зародышевый листок стягивается сначала при образовании туловищной складки своим нижним пластическим слоем под нижней поверхностью эмбриона, а затем в той же самой последовательности своим верхним листком над его верхней поверхностью для образования амниона.

e. Образование пластической части тела характерно для второго периода.

Второму периоду свойственны следующие процессы: 1) разъединение пластической части, с одной стороны, и анимальной части, с другой стороны, которое возникает по всей ширине зародыша (т. е. эмбриона и зародышевого листка) за исключением срединной линии; 2) поворачивание эмбриона на левую сторону и 3) перемещение питания кровью на левую сторону, тогда как до этого оно выполнялось нижней поверхностью. Бросается в глаза, что все эти три, видимо, гетерогенные превращения совпадают во времени, и мы вправе сделать заключение, что в основе их лежит некая общая причина.

Что касается прежде всего последнего процесса, т. е. установления принятия крови на левой стороне, то об этом уже была речь выше (§ 5, k), где мы показали, что как венозная кровь, так и желток поступают в эмбрион с левой стороны. В противоположность этому все то, что выносится из эмбриона, приурочивается к правой стороне, как, например, мочевой мешок с его содержимым. Да и вся правая сторона эмбриона растет во время второго периода заметно сильнее и быстрее; и в этом более сильном ее развитии в столь раннее время, может быть, кроется причина того, почему у многих позвоночных впоследствии правая сторона оказывается сильнее, чем левая. Также и нарастание новой массы тела направлено больше в правую сторону, нежели в левую. Те же самые отношения сказываются, пожалуй, и почти во всех отдельных органах и оказывают свое влияние на формирование частей. Сердце получает свою кровь с левой стороны и прогоняет ее в правую. От этого зависит характер распределения сосудов у млекопитающих и птиц, причем, каковы бы ни были отдельные модификации, главный ток крови направляется сначала вправо.

Причина перенесения воспринятия крови на левую сторону, а ее отдачи на правую скорее всего кроется в том, что левая сторона эмбриона первоначально обращена к воспринимающему полюсу яйца. А именно, можно представить, что в то время как эмбрион при первом своем образовании повернут своей воспринимающей стороной к желтку, то полярные соотношения в яйце постепенно сообщаются зародышевому диску и эмбриону. Поэтому уже в первый период вхождение венозной крови совершается с левой стороны. Если же левая сторона постепенно все более принимает на себя физиологическую роль нижней поверхности, то кажется неизбежным, что она и пространственно должна стать в соотношение с последней и повернуться книзу. Это и есть, другими словами, как раз то, что мы назвали поворачиванием эмбриона на его левую сторону. Ведь эмбрион находится в теснейшей связи

с желтком и получает от него свое питание. Его воспринимающая сторона должна быть поэтому всегда обращенной к желтку. Таким образом, перемещение воспринимающей и отдающей сторон и поворот на левую сторону представляют собой лишь явления одного и того же метаморфоза.

Восприятие с левой стороны и отдача в правую сторону являются особенностью типа моллюсков. Отсюда мы заключаем, что во время второго периода устанавливается в симметричном до того зачатке позвоночного животного тип моллюсков. Нельзя, однако, говорить, что куриный эмбрион находится теперь на ступени развития моллюсков. Против этого слишком определенно говорит наличие позвоночника, спинного и головного мозга. Вернее, по типу моллюсков построены лишь пластические органы, в анимальной же части имеется лишь легкий намек на асимметрию в виде более сильного развития правой половины. Однако неравенство сторон сопровождалось расщеплением слоев зародыша на верхний и нижний слои. Это расщепление представляет собой, как мы указывали (§ 5, с), не что иное, как образование полости тела, разъединение пластической части от анимальной заполненным жидкостью пространством. Процесс обособления тех частей зародышевого диска и эмбриона, которые предназначены образовать пластические органы или, что то же самое, образовать полость тела, содержащую ведь на первых порах все пластические органы, начиная от глоточной полости и до порошицы, является, повидимому, на основании сказанного также непосредственным следствием смещения процесса восприятия крови на левую сторону. Если же последнее, в свою очередь, является следствием влияния всего яйца на зародыш, то все, что особенно характеризует второй период, покоится, повидимому, на этом влиянии.

d. Благодаря этому характер позвоночного животного выявляется полностью.

Если мы будем сравнивать тип позвоночных животных с другими главными отделами животного царства, то мы найдем, что они отличаются от всех остальных форм: 1) наличием центральных частей, простирающихся по длине всего

животного; 2) кроме того, тем, что анимальная часть подражает типу членистых животных, с той только разницей, что от центральной оси отходит одинаковое образование кверху и книзу, так что, помимо боковой двойственности, обнаруживается еще двойственность в направлении кверху и книзу; 3) тем, что пластическая часть построена по типу моллюсков. Излишне указывать на то, как все эти признаки в развитии цыпленка выступают явственно и быстро один за другим. На основании всего предыдущего мы заметим только, что уже в начале третьего дня зародыш содержит полностью все существенные черты позвоночного животного. С выступанием мочевого мешка эмбрион цыпленка переходит в тот отдел позвоночных, которые в течение всей своей жизни, включая и ранний период, не связаны с водой.

ТРЕТИЙ ПЕРИОД



§ 9

Шестой и седьмой дни

а. Общие части эмбриона.

Воздушная полость все время увеличивается. Зародышевый диск окружает весь желток. Последний заключен поэтому в связанную с зародышем оболочку, которую называют «зародышевым мешком».

К желточному полю плотно пристал белок, сильно увеличивший свою консистенцию; точно так же пристал он и к скорлуповой оболочке на остром конце яйца. Сосудистое поле окружает более половины желтка; краевая вена становится уже или начинает исчезать. Другие сосуды оказываются также менее сильно заполненными. Восходящая и нисходящая вены исчезают наиболее быстро и на седьмой день часто не могут быть уже обнаружены. В остальном всюду венозная ветвь находится рядом с артериальной. Желток сильно увеличился в объеме и стал почти совсем жидким, за исключением небольшой доли в нижней части желточного шара, не прилегающей к зародышевому диску, но находящейся более кнутри. В жидкой части желтка более крупные желточные шарики имеют довольно значительные размеры, легко различимы простым глазом, с поперечником в

$^1/_{30}$—$^1/_{20}$ линии, и довольно прозрачны, очевидно, вследствие содержания значительного количества жидкости. При раздавливании такого шарика из него выпадает много более мелких. Так как число крупных желточных шариков по отношению ко всей массе уменьшилось, то, без сомнения, многие из них растворились. Мочевой мешок обрастает эмбрион, начиная с правой стороны, во всех направлениях и расширяется в зависимости от того, где он находит место между новообразовавшейся серозной оболочкой, более глубоким слоем зачаткового листка и амнионом. Вследствие этого мочевой мешок сильно сплющивается, но все же остается различимым в виде целостного пузыря, содержащего совершенно прозрачную жидкость. На седьмой день этот сплющенный мешок достигает размеров талера; обе половинки заметно отграничены содержащейся внутри жидкостью и в каждой из них можно ясно различить еще сосудистый листок и слизистый листок. Сосудистый листок очень плотно прикладывается к серозной оболочке, и та половинка мешка, которая к ней прикладывается, богаче сосудами, чем обращенная книзу.

Благодаря плотному прикреплению мочевого мешка к верхней части серозной оболочки эмбрион как бы подвешивается вверху. Вследствие этого эмбрион теперь не внедряется в желток, но даже подтягивает переходную часть желточного мешка в желточный проток несколько кверху; вместе с этим исчезает и последний след головной складки. Амнион, начиная с пятого дня, быстро увеличивается в объеме и заполняется обильной жидкостью.

b. Положение эмбриона.

Обычно наблюдается, что эмбрион уже не находится в середине верхней поверхности желтка, а склоняется более к тупому концу. Причина смещения кроется, повидимому, отчасти в смещении белка, отчасти в собственном весе зародыша. Дело в том, что когда на пятый день желточная оболочка разрывается и после этого белок стягивается к заостренному концу, то желточный шар испытывает легкое вращение. Так как в это время над желтком находится очень мало белка,

а под ним еще довольно много, причем эта последняя часть сильнее прикрепляется к желточному шару, то следствием этого будет то, что при стягивании белка после разрыва желточной оболочки к острому концу яйца верхняя половина желтка повертывается к тупому концу. Собственный вес эмбриона усиливает это вращение. Но степень последнего весьма различна и зависит, может быть, от того, что весь желточный шар с его серозным покровом прикрепляется к скорлуповой оболочке при помощи мочевого мешка то раньше, то позже. Иногда эмбрион остается прикрепленным как раз посредине, но и тогда сосудистое поле распространяется больше по направлению к тупому, а не к острому концу.

c. Движение.

На шестой день мною замечено первое движение у эмбриона, состоявшее в подергивании отдельных членов и вызванное, повидимому, притоком холодного воздуха. На седьмой день движение становится более общим. Зародыш раскачивается внутри амниона взад и вперед на своем пупке, как на прикрепленном стебельке. Но самым удивительным для меня было то, что это колебание в одну и другую сторону зависело не только от самого зародыша, но еще более от амниона, который все время стягивается то на одном, то на другом конце, образуя при этом морщины. Было похоже, таким образом, на наличие неравномерных пульсаций в амнионе.

d. Форма эмбриона.

Эмбрион сильно изогнут, однако меньше, чем на пятый день. Особенно сильно увеличивается передняя поверхность шеи. Поэтому искривление последней уменьшается, и у мертвого эмбриона она может быть почти прямо вытянутой. С выпрямлением шеи связано обратное смещение головы к спинной области и тем самым более резкое выступание в затылочной области бугорка, обозначающего место изгиба спинного мозга в головной. Туловище становится сильно расширенным благодаря увеличению печени и вхождению сердца внутрь его. Тем не менее голова имеет по меньшей мере такой же объем, как и туловище.

Пупок представляет уже собой не простое отверстие или кольцо, а является каналом длиною к концу седьмого дня в одну линию. Можно действительно приписывать птицам наличие пупочного канатика, который только остается коротким и полым. В его полости лежит стебелек мочевого мешка со своими сосудами, а также одна петля кишки с желточным протоком наряду с принадлежащими сюда сосудами.

е. Назначение сосудов, выходящих из пупка.

Желточные сосуды известны нам частично из предыдущего. Артерия является ветвью нисходящей аорты. Одна вена образует ствол воротной вены, с которой соединяются другие кишечные вены. В дальнейшем она будет называться п е р е д н е й ж е л т о ч н о й в е н о й, так как с этого момента появляется еще задняя желточная вена, которая направляется вдоль задней части пищевода назад до того места, где сходятся вены, идущие от хвоста, клоаки и т. д., и соединяется с ними. На десятый день она получает уже значительную ширину и не оставляет никакого сомнения в том, что она является связующею ветвью между воротной веной и туловищными венами; эта ветвь была описана только в последнее время, хотя у взрослых птиц она довольно крупна и, утолщаясь по направлению сзади наперед, без перерыва переходит в ствол воротной вены. Сосудами мочевого мешка являются в первую очередь так называемые пупочные сосуды. Мы знаем уже из сказанного выше, что мочевой мешок при своем выступании выносит с собой две ветви нисходящей аорты. Позже мы узнаем, что у птицы правая из этих пупочных артерий постепенно исчезает. От мочевого мешка отходит сильно развитая пупочная вена, подымается по нижней брюшной стенке наперед и проходит дальше в выемке печени по нижней ее поверхности. В более ранний период я не смог ясно различить ее окончания. Позже она отсылает по очень крупной ветви к каждой половине печени, соединяется затем на переднем конце этого органа с печеночной веной, сразу же впадающей в полую вену, ствол которой вдавливается сверху в печень. Поэтому можно с одинаковым правом сказать, что пупочная вена вхо-

дит в ствол полой вены или что она впадает в печеночную вену. Таким образом, ту часть пупочной вены, которая после ветвления в печени доходит до системы полой вены, следовало бы сравнивать с ductus venosus Arantii млекопитающих. Непосредственного перехода в воротную вену вне печени я не нашел. Воротная вена входит в печень на нижней поверхности. Внутри печени, вероятно, существуют соединения. В более раннее время в наличии их не приходится сомневаться, так как тогда сама воротная вена переходит непосредственно в полую вену и переходы лишь постепенно становятся тоньше. Наблюдение вряд ли может тут помочь, так как печень настолько пронизана сосудами, что еще на двенадцатый день она целиком окрашивается инъекционной массой. У меня имеется печень, относящаяся к тому времени, которая представляется в виде комка инъекционной массы, покрытой оболочкой. Никаких разрывов при этом нельзя было обнаружить.

f. Брюшные пластинки.

Брюшные пластинки еще очень узки и занимают сначала одну треть, затем почти половину высоты брюшного отдела; остальная часть общей высоты окружена брюшным покровом, на котором можно ясно различить несколько слоев. После отхода сердца из шейного отдела полость последнего замыкается путем более тесного соприкосновения брюшных пластинок. В самих пластинках видны зачатки ребер в виде темных полосок.

g. Спина.

Из дуг позвонков вскоре после того, как они сомкнутся наверху, отрастают довольно заметные остистые отростки, благодаря чему спина становится более резко выраженной.

h. Конечности.

Конечности стали длиннее, их основание распространилось на брюшные и спинные пластинки, и они подразделились на все четыре главных отдела. Плечо и бедро очень коротки; локтевой и коленный суставы направлены кнаружи, как у большинства амфибий; предплечье и голень направлены несколько назад, в особенности первое, и еще более книзу. Кистевое и голеностопное сочленения еще не приобрели самостоятельности, и направление предплечья и голени сохра-

няется и у концевых частей. Вплоть до этих сочленений обе пары конечностей сохраняют еще большое сходство друг с другом. Правда, и у концевых частей нельзя не признать первоначального сходства, однако здесь уже ясно проявляются также и индивидуальные черты. В первую очередь можно заметить, что обе концевые части стали более широкими. а их свободные края сильнее, чем до того, направились книзу, особенно у передних конечностей. Обе концевые части превратились в широкие пластинки и приобрели форму отрезка круга. Темное внутреннее содержимое, отвечавшее еще на пятый день по своим очертаниям форме всей концевой части, теперь распалось на несколько лучей. В этих лучах обособляются различные членики запястья и пальцев, а также плюсны и пальцев, при этом в определенной последовательности, начиная с первых и кончая последним члеником пальцев; темные лучи соответствуют, таким образом, отдельным пальцам передних и задних конечностей, лежащим внутри светлой пластинки, как в плавательной перепонке, из которой, однако, ни один палец еще не выступает. Предплюсна и плюсна еще также коротки, как запястье и пястье. В предплюсне образуется не один цельный хрящ, а столько, сколько имеется пальцев. Различие сказывается, однако, в том, что в концевом отделе передней конечности с самого начала образуется три луча (пальца), а в таковом задней конечности — четыре луча (пальца). У тех кур, где имеются пять пальцев, образуются так же все пять сразу. В крыле с самого начала средний палец является самым длинным, передний или большой палец — самым коротким. На ноге самый передний палец наиболее короткий, предпоследний кнаружи и кзади наиболее длинный; впрочем, различия настолько незначительны, что край обеих конечностей имеет круглую форму. В каждом отдельном пальцевом луче хрящи отдельных члеников погружены в непрерывное влагалище, обхватывающее содержимое каждого луча. Это влагалище отвечает фиброзной оболочке костей.

i. Челюсти.

Лобный вырост быстро удлиняется книзу и кзади (или кпереди и книзу, если представить голову покоящейся на своем основании). По обе стороны его корня лежат обонятельные ямки. Отроги верхней челюсти растут по направлению к лобному выросту. На шестой день между обоими находится глубокий вырез, конец которого доходит до обонятельной ямки. На седьмой день отрог верхней челюсти достигает с каждой стороны лобного выроста под обонятельной ямкой. Но до самого кончика лобного выроста верхнечелюстные отроги еще не доходят, так как с каждой стороны лобного выроста остается коротенький вырез, которого обонятельная ямка уже более не достигает. Поэтому ротовое отверстие имеет на каждой стороне по широкому отростку. Середина суживается выдающейся вперед нижней челюстью. Последняя быстро увеличивается и заостряется. Это та самая часть, которую мы выше описали как первую жаберную дугу. Она, таким образом, никогда не бывает составлена из двух отдельных половинок, но с самого начала является срощенной. Кнутри от нее по срединной линии располагается язык в виде выпуклой полоски.

k. Шея.

Сохранившиеся еще сосудистые дуги после заполнения жаберных щелей образовательной тканью отделились от полости глотки и быстро смещаются назад и ложатся на очень небольшом расстоянии перед сердцем. Именно благодаря этому передняя поверхность шеи становится свободной и может вытягиваться и выпрямляться. Жаберная крышка обрастает вторую жаберную щель и удлиняется кзади; при этом она плотно прилегает к поверхности шеи и вскоре становится поэтому неразличимой. Иногда в конце шестого дня удается наблюдать ее задний край, торчащий в виде выпуклой полоски. После же шестого дня обнаружить жаберные щели мне уже не удавалось.

l. Ротовая полость.

Вследствие образования челюстей полость глотки удлиняется кпереди в ротовую полость.

m. Пищевод.

Пищевод испытал сильное удлинение; мускульный желудок сильно выдается влево и на нем видны два светлых места —

сухожильные центры обеих мускульных масс. Полость желудка далеко заходит за выход двенадцатиперстной кишки. Перед мускульным желудком можно различить железистый желудок. Оба они, однако, еще слабо отграничены.

n. Желудок и кишка.

Кишка образует позади желудка петлю, включающую в себя двенадцатиперстную кишку, а далее назад — вторую петлю, состоящую из двух простых и одинаковых изгибов: первый из них, отходя от петли двенадцатиперстной кишки, входит непосредственно в пупок и представляет собой передний отдел тонкой кишки. Второй следует также просто от пупка к порошице и включает в себя задний отдел тонкой кишки и толстую кишку. Слепые кишки быстро развиваются за эти два дня. На седьмой день они достигают длины одной линии и тесно примыкают к кишке, причем их слепые концы направлены наперед.

о. Печень.

Печень принимает в себя много крови и выглядит почти такой же красной, как и заполненное кровью предсердие. Левая, прикрывающая желудок лопасть печени имеет заметно меньшие размеры, чем правая. Селезенка полностью отделена от желудка.

p. Дыхательный аппарат.

У дыхательного аппарата мы наблюдаем удлинение дыхательной трубки и ее очень быстрый рост. Вследствие этого ветви дыхательной трубки становятся относительно короче. Угол, под которым соединяются ветви дыхательной трубки, становится более тупым. Легкие полностью отделены от пищевода или же еще соединены с ним при помощи полоски образовательной ткани. Каждое легкое подразделяется перетяжкой на две половины — на переднюю, более крупную, и на значительно более узкую заднюю внутреннюю. Передняя более плотная. В ней еще очень неясно видны темные сходящиеся полоски. Это разветвления внутренней полости. В задней части полость значительнее и не разветвленная. Эта та самая полость, которая была замечена уже раньше (§ 6, h). Там, где дыхательная трубка переходит в полость глотки, появляется маленькая выпуклость, начало гортани. Само место

перехода сужено. На пятый день наблюдалось, что дыхательная трубка переходит в полость глотки более непосредственно, а пищевод погружался сверху дугой в задний конец полости глотки. Теперь здесь иная картина, пищевод является непосредственным продолжением глоточной полости. Это изменение, как мне кажется, связано с более свободным искривлением шеи.

q. Вольфово тело.

Уже на пятый день мною замечено, что кверху и кнаружи от вольфова тела обнаруживается листовидная часть. Лучше всего ее можно различить на поперечном разрезе. Она переходит в брюшную стенку, и между ней и вольфовым телом остается промежуток. На шестой и седьмой день внезапно появляется на том же месте очень толстостенный канал, проходящий по всей длине вольфова тела. Утолщаясь кзади, он впадает в конец прямой кишки или в будущую клоаку (§ 10, m); кпереди он заходит далеко за конец вольфова тела. Он образуется, повидимому, из отделившегося листка, который можно считать будущей брюшиной, а так как этот канал позже превращается в выводящий проток половых частей, т. е. в яйцевод или семепровод, то вернее всего предположить, что в своем первом появлении он соответствует тем каналам, которые у многих рыб ведут из брюшной полости к половому отверстию. Он является определенно полым на всем протяжении вольфова тела. Спереди он забегает за конец последнего, затем становится внезапно тоньше, может быть, в силу того, что просвет канала переходит в полость тела; а тонкое продолжение я мог проследить через все легкое до переднего отдела сердца. Но здесь, близ предсердия, я постоянно терял нить из виду, так что ничего определенного о ее окончании сказать не могу.

Мне казалось, что, начиная с седьмого дня, в заднюю часть этого канала входят многочисленные протоки из вольфова тела. На основании этого можно было бы притти к предположению, что этот канал представляет собой видоизмененный кровеносный сосуд. Однако против этого говорит ширина

и толщина канала. Кроме того, я никогда не мог наполнить его при инъекции кровеносных сосудов. Наконец, с этого момента не приходится сомневаться в описании Ратке, согласно которому этот канал преобразуется в выводящий проток полового аппарата; в дальнейшем, следуя этому представлению, я буду называть его выводящим половым протоком.

Однако я не могу отказаться и от прежних указаний, по которым вольфово тело образуется первоначально из крупного сосуда, хотя я и не в состоянии объединить оба взгляда. Если я на шестой или седьмой день удачно инъецировал эмбрионов, то тогда постоянно наполнялся один сосуд, проходящий под выводным протоком вдоль всей длины вольфова тела и распадался в последнем на бесчисленные веточки. Я не мог с определенностью установить, отвечает ли он вене или артерии, так как оба вида сосудов у эмбрионов одновременно заполняются инъекционной массой. В свежем состоянии я обычно наблюдал два ствола сосудов. Так как аорта до вольфовых тел постоянно является более широкой и затем внезапно утончается, то, вероятно, она отсылает крупные ветви в эти тела; а так как первые главные ветви, на которые аорта на третий день расщепляется, располагаются как раз там, где возникают вольфовы тела, то возможно, что эти последние отрастают от них, а ствол аорты закрепляется между ними. Мы видели, далее, что на пятый день из переднего конца вольфова тела выходит крупная вена, которая соединяется с соседней веной в один ствол, впадающий в полую вену, или же, скорее, образует теперь ствол задней полой вены наподобие того, как позже оба главных корня задней полой вены выходят из почки. Поэтому можно допустить, что соотношения кровеносных сосудов, по крайней мере вен, уже в данный момент являются такими же, как потом в почке. На основании этого можно предполагать, что та самая тонкая нить, которая идет от заднего конца вольфова тела к концу прямой кишки, является также веной, так как такая же вена позже входит в почки. Тогда вольфовы тела сперва должны находиться в таком же

соотношении, как и почки, только без выводного протока и без секреции. Если нить является выводным протоком, то сходство с почками рыб будет еще больше.

Я привожу здесь это соображение только потому, что способ образования вольфова тела остается для меня далеко не ясным, и оставляю в стороне ряд других, которые могли бы установить связь между более ранним и более поздним состоянием. Здесь что-то существенное остается еще не выясненным или же было неправильно мною наблюдено. Точно так же и про почку я могу сказать только то, что она возникает в конце пятого или начале шестого дня в виде тонкой, почти бесформенной массы на верхней стороне вольфова тела.

τ. Сердце. В сердце различные его отделы сходятся плотнее. Предсердие постепенно смещается из своего положения слева в положение над камерами сердца. Оба сердечных ушка лежат в одной плоскости, левое все еще крупнее правого. У общего венозного мешка имеется не только сосудистая стенка, но и стенка первоначальных сердечных ушек продолжилась в него и уже целиком его окружает. Внутри имеется, повидимому, след неполной перегородки, как результат наружной перетяжки. По мере формирования венозного мешка первоначальные части предсердий все более сдвигаются книзу и в этом положении ясно выступают как ушки сердца. Ушковый канал Галлера вскоре уже нельзя различить, так как он вдвигается в камеры и одновременно обрастается мускульной массой камер. Упомянутый ушковый канал образует таким образом, повидимому, удвоение внутренней оболочки сердца, внедряющейся от венозного отверстия каждого желудочка в их полость. Сердечная камера не только изменила свою форму и свое положение, но и с внешней стороны представляется уже двойной. А именно, на нижней поверхности заметна борозда, отделяющая меньшую правую камеру, далеко не доходящую до верхушки, от левой, достигающей последней. Луковица аорты вытянулась в виде дуги, и в конце шестого дня, при рассматривании сердца с брюшной стороны, имеет такой вид,

будто она отходит от правой камеры, так как она находится справа от борозды, разграничивающей обе камеры. При вскрытии сердца мы находим на этой борозде перегородку, доходящую до луковицы аорты; последняя уже менее похожа на клубень, чем было раньше. В ней содержатся теперь два широко раставленных канала. Канал, лежащий ближе к брюшной стороне, отходит из правой камеры и, при рассматривании с этой стороны, полностью прикрывает другой проток; по этой именно причине и при рассматривании снизу кажется, что луковица аорты отходит от правой камеры. На самом деле она отходит одновременно от обеих.

Этих указаний достаточно для того, чтобы получить общее представление. Однако вид сердца в течение данных двух дней изменяется настолько сильно, что нам придется проследить последовательно отдельные изменения.

Напомним, что правая камера имелась, в сущности, уже давно, но только стояла в открытом сообщении с левой и располагалась более к спинной стороне. Когда с окончанием пятого дня предсердия передвигаются слева к середине, то вместе с тем несколько поворачиваются вокруг своей оси и камеры сердца. Поэтому правая камера заходит и на нижнюю или брюшную сторону, но лишь самым передним концом, и, если не переворачивать сердца, выглядит в виде маленького бокового пузыря. Луковица аорты находится на перегородке и еще в то время кажется принадлежащей больше левой камере, так как правая виднеется лишь на краю, и ясно наблюдается переход из левой камеры в луковицу аорты на левой стороне последней. Такой вид сердце приобретает к концу пятого дня; в первой половине шестого дня луковица аорты уже более развита. Замечательно, как быстро правая камера теперь частью действительно растет, частью кажется быстро растущей. Дело в том, что при продолжающемся поворачивании не только выступает больший участок правой камеры на брюшной стороне, но и вследствие того, что кровь теперь из правой половины предсердий устремляется спереди назад, а затем

вынуждена повернуть снова вперед и влево, стенка камеры все более отделяется от перегородки; этим и объясняется такое быстрое выступание разграничивающей борозды. К этому присоединяется еще и то, что левая камера, как раз вследствие того же повертывания все более превращается в конус, а замкнувшаяся теперь перегородка становится, таким образом, все более выпуклой, и поэтому проникающая в правую камеру кровь неизбежно приподымает ее стенку, вследствие чего борозда делается яснее. В конце шестого дня луковица аорты находится уже совсем перед правой камерой; кроме того, на седьмой день в самой сердечной камере почти не заметно закрученности; зато она ясно видна внутри луковицы аорты. Последняя уже меньше походит на клубень, и снова кажется не так определенно, что она отходит от правой камеры, как это было в конце шестого дня. Причина этого кроется в том, что канал, идущий от правой камеры влево, занимает теперь у основания луковицы ее левый край, так как артериальное устье этой камеры уже далеко отодвинулось влево. Изгиб ее канала для того, чтобы соединиться с другими, выдается, таким образом, более к спинной стороне, а не влево, как было раньше.* Вообще говоря, изгиб канала становится слабее, так как место разъединения обоих каналов смещается все более кпереди. В конце седьмого дня луковица аорты становится шире по всей своей длине, а внутри мы находим оба канала совсем разъединенными, и даже снаружи они немного обособляются благодаря бороздам. Во время этих процессов форма сердца изменяется; сначала оно более широкое, а затем делается у́же и длиннее. Точно так же и направление его остается не совсем тем же самым. На пятый день верхушка сердца направлена назад. После же перехода его в широкую

* Причину того, что прежние исследователи приписывали вздутию аорты общность то с правой, то с левой камерой, следует искать в изменчивом виде его в различные периоды закручивания. Различную степень закрученности можно представить себе только на основании ряда соответствующих изображений.

полость тела, верхушка снова склоняется несколько книзу.

8. Образование артериальных стволов.

К концу пятого дня мы находили с каждой стороны по три сосудистых дуги, из которых самая задняя на левой стороне всегда оказывается более слабо развитой, чем на правой. Такие отношения зависят, повидимому, от того, что в луковице аорты проходят два потока крови, которые взаимно закручиваются и затем впадают совместно в общий ствол, из которого как раз и отходят вышеуказанные дуги. Ток из правой камеры, согласно описанию, данному для пятого дня, имеет на том конце, где он впадает вместе с другим, направление слева направо и снизу (брюшной стороны) вверх (спинной стороны). Но вследствие того, что задние дуги спускаются книзу не так круто, как передние, ток из правой камеры будет заполнять преимущественно задние дуги. А так как он имеет одновременно направление справа налево, то он почти целиком пробегает мимо самой задней левой обратно направленной дуги и распределяется на последнюю правую и предпоследнюю левую дуги. Вследствие этого задняя левая дуга заполняется лишь в очень слабой степени и в течение шестого дня полностью исчезает. Ток крови из левой камеры приобретает, однако, под конец направление сверху вниз и поэтому наполняет преимущественно обе самые передние дуги, спускающиеся глубже других. Средняя дуга правой стороны получает, вероятно, от обоих токов одинаковую долю, позднее же только ток из левой камеры. Оба тока, которые, так сказать, вынуждены благодаря первоначально простому устройству канала продвигаться совместно, постепенно расходятся здесь на конце луковицы аорты таким же образом друг от друга, как до этого расходились у основания ее, так что в конце шестого и начале седьмого дня ток крови из правой камеры направляется только в задние дуги правой стороны и в ставшую теперь самой задней дугу левой стороны. Ток крови из левой камеры направляется в обе передние дуги, а кроме того, может быть, вследствие того, что является вообще более сильным, также

и в среднюю дугу правой стороны. Оба тока представляют теперь внутри луковицы аорты полностью разъединенные каналы, как мне показали инъекции, хотя снаружи этого разъединения и не заметно. Таким образом, перед нами теперь пять дуг, две на левой и три на правой стороне. Задние дуги обеих сторон наполняются от правой, остальные от левой камеры. Кверху все дуги одной стороны сходятся в корне аорты этой стороны. В основном отношения остаются такими же в продолжение всего третьего периода, однако с постепенным изменением, заключающемся в том, что задние дуги больше ветвятся в легких. В следующем параграфе мы рассмотрим этот метаморфоз подробнее и в связи с позднейшим развитием их формы; здесь же мы обратили внимание на их переход от начальной формы.

t. Сердечная сумка

Наконец, необходимо заметить, что сердце является теперь, повидимому, снабженным сердечной сумкой, которую я замечал иногда, как мне казалось, уже на пятый день. Относительно развития ее я могу лишь указать на то, что после того, как сердце облекается мускульным слоем, на нем замечается слой прозрачной материи, предназначенной образовать серозную оболочку сердца. Наружная часть сердечной сумки, очевидно, образуется тем же путем.

u. Спинной мозг.

У центральной части нервной системы можно теперь заметить помимо первоначально появившейся оболочки, которая стала теперь плотнее, еще вторую, внутреннюю, тесно прилегающую к ней. Первая отвечает твердой, вторая мягкой оболочке головного и спинного мозга. Спинной мозг значительно увеличился в толщину в тех частях, где отходят нервы конечностей. Оба утолщения тянутся ,однако, еще сообща, так что вся туловищная часть представляется утолщенной по сравнению с значительно более тонкой шейной частью. Нижние тяжи спинного мозга, по крайней мере в туловищной части, развиты сильнее, чем верхние. Если удалить оболочку, то на верхней поверхности спинного мозга можно видеть щель. Оба листка, однако, плотно прилегают друг к другу, точно склеенные.

Но в холодной воде они вывертываются наружу после того, как была удалена оболочка. У эмбрионов в возрасте шести дней я отпрепаровывал ряд нервов, начиная от спинного мозга и заходя глубоко в брюшные пластинки. Они чрезвычайно тонки, не достигают даже толщины волоса.

v. Головной мозг. Общая форма.

Преобладающей частью головного мозга является четверохолмие, выдающееся далеко за остальные части и составляющие тупую верхушку головы. Однако на седьмой день его рост уже ослабевает. Так как за это время затылочный бугор начинает резче выступать, то и угол, образованный спинным и продолговатым мозгом, становится острее, чем раньше. Он приближается почти к прямому углу. Точно таким же образом и следующий за ним угол в месте перехода от продолговатого мозга в мозжечок становится из тупого прямым. Таким образом, задние изгибы мозга вообще становятся более резкими. Зато кривизна передней половины головного мозга несколько распрямляется, и отдельные части все сдвигаются ближе к спинной стороне эмбриона в полном соответствии с общей формой тела, как об этом говорилось выше (§ 9,d).

Если принять загиб спинной струны за неподвижную точку изгиба, то нагляднее всего можем мы охарактеризовать последний, если скажем, что все отделы мозгового ствола с его образованиями (мозговыми пузырями), которые по положению всего эмбриона находятся над (или, при установке головы на ее основание, позади) этого загиба, испытывают более резкий перегиб. Так, мы находим четверохолмие уже не перед (над) загибом спинной струны, но большей частью их массы над (позади) ним. Вследствие этого четверохолмие не только полностью соприкасается с еще расщепленным мозжечком, но и полностью перекрывает задний водопровод и переход в мозжечок. Более того, покрышка четверохолмия благодаря схождению становится сильно складчатой с двумя-тремя глубокими складками, направленными косо наперед; получается впечатление, как будто передняя часть четверохолмия была вынуждена при ускоренном движении назад передвинуться

над задней частью. Что это описание не только передает общие соотношения, но и действительно отражает существо их, я заключаю из того, что твердая мозговая оболочка никогда не участвует в этом складкообразовании. Мне казалось даже часто, что и мягкая мозговая оболочка остается вне этого процесса, хотя в других случаях я определенно вытаскивал мягкую оболочку из складки. Зато в середине углубления между обеими половинками мозга, глубина которого сильно увеличивается, твердая мозговая оболочка постепенно и притом глубоко заходит.

Под (перед) загибом спинной струны отдельные части несколько выпрямляются, по крайней мере мозговой ствол, так как полушария, конечно, смещаются кверху таким образом, что они немного склоняются над пузырем третьей мозговой полости. Но эти отношения связаны как раз с тенденцией подтягиваться к спине, которая господствует в нижней (передней) части головного мозга. Места отхождения обонятельных нервов, которые на третий и четвертый день можно было найти посредине нижней поверхности, находятся теперь почти совсем спереди, а в будущем смещаются туда еще больше.

γ. Отдельные части головного мозга.

При удлинении пузыря большого мозга по направлению к пузырю третьего желудочка, разграничение между обоими пузырями становится глубже, так что снаружи боковая сторона полушария выдается кзади наподобие бугра.* Поскольку одновременно средняя перетяжка стала значительно глубже и эта же средняя перетяжка также разъединяет и передние концы полушарий дальше друг от друга, то внутри пузыря большого мозга наблюдается глубоко внедряющаяся дуга,

* Поскольку мы считали нужным при описании общей формы головного мозга обращать внимание на искривление всего зародыша, то мы указывали в отдельности это расположение как в соотношении с самим зародышем, так и с головой. Однако попытка применить такой подход и при описании частностей, показала, что оно становится от этого только неясным. Поэтому в данном разделе при описании отдельных частей головной мозг представляется покоящимся на своем основании.

которая спереди при помощи двух лежащих близко друг к другу ножек переходит в основание каждого полушария. Кзади эта дуга переходит также в две сильнее разъединенные ножки, являющиеся не чем иным, как боковыми перетяжками, отграничивающими полушария от пузыря третьего желудочка. Вся эта дуга с ее четырьмя ножками вообще не является какой-либо новой частью, а только результатом образования перетяжек. Действительно, нетрудно представить, что если вдавить в каком-нибудь пузыре верхнюю стенку спереди и сверху под острым углом, а затем такими же боковыми вдавлениями отшнуровать пузырь от заднего его участка, то должна получиться сходная дуга с четырьмя отрогами. Эта дуга, очевидно, соответствует своду мозга млекопитающих и отличается только тем, что в нем не заметно никаких толстых продольных пучков. Здесь у птичьего эмбриона он состоит скорее из вдающейся внутрь складки, края которой соответствуют своду. Отсюда свод имеется здесь уже с самого начала и на пятый день выражен вполне ясно, но мы останавливаемся особо на его образовании, так как на шестой день отношения уже не вызывают сомнений. На седьмой день передние ножки свода на тех концах, где они переходят в нижнюю часть головного мозга, становятся несколько толще. Из данного описания следует, что под задними ножками свода находится открытый переход в пузыри третьей мозговой полости.

Что же касается вопроса об открытом состоянии всей мозговой массы, то теперь его можно решить легче, так как удается различить мягкую мозговую оболочку. При вскрытии полушария я всегда еще нахожу, что срединное углубление совершенно заполнено непрерывным слоем нервной массы. Правда, в уплотненных мозгах эта нервная масса легко разламывается по краю углубления. Но это, несомненно, зависит от острого угла, под которым обе стороны сходятся, так как разрыв дает зубчатые края. Поскольку же я постоянно находил нервную массу по срединной линии, то я нисколько не сомневаюсь в том, что крыша большого мозга до этого не была открытой.

Скорее можно было бы сомневаться в том, не открывается ли на шестой день крыша четверохолмия, так как срединная линия углубления на седьмой день очень тонка и еще очень тесно связана с мягкой мозговой оболочкой. Но тем не менее я не нахожу настоящего отверстия в мозговом листке. Позже мозговой листок становится толще и углубление уменьшается. Если все это описание было до сих пор правильно, то можно с определенностью утверждать, что как большой мозг, так и четверохолмие в месте их крыши не были открытыми. Зато третья мозговая полость является в своей передней части довольно широко раскрытой, а края боковых листков даже выпирают сильнее наружу, вследствие чего их закраина при удалении мозговой оболочки вывертывается. Относительно отверстия четвертой мозговой полости не было никогда разногласий. Только в самом начале своего появления и здесь центральная часть нервной системы является замкнутой (§ 2, m, § 5, aa).

Если вскрыть головной мозг, то внутри его можно теперь ясно видеть полосатое тело, вокруг которого изгибаются боковые желудочки. Это то самое утолщение, о котором была речь на пятый день, что оно образует конец мозгового ствола. Оно очень быстро растет с пятого по седьмой день, повидимому, преимущественно в высоту, так как продолжение мозгового ствола, как кажется, входит теперь больше в его основание, чем в его массу, — взгляд, который отчасти основывается и на том, что большой мозг несколько выходит из своего изогнутого состояния.

На верхушке воронки можно заметить небольшую пуговку, мозговой придаток, который еще мало отделен от воронки и, может быть, происходит вследствие срастания верхушки воронки.

Ямка зрительных нервов стала у́же и глубже. Места вхождения обоих зрительных нервов вследствие этого сдвигаются вместе и, если отрезать зрительные нервы от основания, образуют сначала двураздельное, а затем простое отверстие

на верхушке этого воронкообразного выступа, ставшего теперь крупнее, чем собственно так называемая воронка. Из верхушки этого выступа отходят зрительные нервы. Нетрудно видеть, что верхушка указанного полого выступа является не чем иным как перекрестом зрительных нервов, ибо до этого каждый зрительный нерв проходил к глазу своей стороны, не перекрещиваясь с другим. Собственно говоря, перекреста нет и сейчас, но он вполне подготовлен, как мы увидим, в следующий отрезок времени.

На внутренней поверхности третьей мозговой полости заметен округлый выступ — зрительный бугор. Он обозначался уже на пятый день, однако теперь выступает яснее. Он покоится на ножке мозга, но выдается над ее поверхностью еще более, чем полосатое тело, так что кажется, будто ножка проходит под ним.

От него отходит узкий валик или тяж в заднюю стенку ямки глазных нервов, и часть мозговой ножки, повидимому, переходит как раз в этот тяж, тяжи же обеих сторон сливаются вместе; впрочем, данное описание основывается лишь на внешнем виде, так как я все еще не могу найти ясной волокнистости.

w. Чувствительные нервы. Глаз

Полые входы в слуховой и обонятельный нервы я с началом этого периода уже не мог больше найти. Место выхода обонятельного нерва является лишь очень тонкостенным. Вход в зрительный нерв, как указано, является еще полым, но сам зрительный нерв кажется плотным и легко разделимым на два тяжа. Сетчатка остается еще очень толстой, толще, чем крыша большого мозга. Но это утолщение уже не доходит до хрусталика, так как на некотором расстоянии от последнего она становится внезапно тоньше; и эта тонкая кольцевидная часть на шестой день имеет еще вид сильно утонченного нервного листка, на седьмой же становится прозрачнее и распознается как ресничный листочек. На том же самом месте, где оканчивается сетчатка, можно теперь и в темной оболочке заметить разделение на сосудистую оболочку и ресничное тело. Последнее получает несколько очень мелких складок.

Я не знаю, имеется ли здесь настоящее разъединение или же сетчатка и сосудистая оболочка только оттягивается от хрусталика назад, а ресничный листочек и ресничное тело являются вновь появившимися частями. Бросается в глаза малая связь между сосудистой оболочкой и ресничным телом, так как после уплотнения в спирте ресничное тело часто остается лежать при удалении сосудистой оболочки на стекловидном теле и на хрусталике. Разъединение между сосудистой оболочкой и еще очень тонкой твердой глазной оболочкой является полным, и роговая оболочка соединяется только с последней. Сосудистая оболочка остается под складкой сетчатой оболочки, содержащей два сильно развитых валика, еще неокрашенной, однако белая полоска является значительной только в месте входа зрительного нерва. Кнаружи она уменьшается.

х. Ухо. Ухо является открытым наружу. Отверстие находится над ротовой щелью. Его нельзя спутать с первой жаберной щелью, так как оно расположено в спинных пластинках, а не в брюшной пластинке. Устья обеих евстахиевых труб сближаются, а сами трубы лежат на зачатке клиновидной кости, а не внутри его.

у. Нос. Обонятельные ямки на шестой день становятся глубже. После того как верхняя челюсть достигла своим тонким концом лобного выроста, между обоими остается промежуток, носовой ход, открывающийся наружу в виде наружного носового отверстия, а другим концом входящий в ротовую полость. Этот ход короткий, причем направлен книзу почти вертикально, так как место впадения носового хода в ротовую полость находится сразу позади кончика клюва, как у амфибий. Весь носовой ход проходит под обонятельной ямкой, которая впадает в носовой ход лишь сверху. Таким образом, орган обоняния развился раньше предназначенного для дыхания воздухоносного канала, так как замеченная уже на четвертый день обонятельная ямка и является собственно органом обоняния.

§ 10

Восьмой, девятый и десятый дни

a. Основные части яйца.

Желток, повидимому, еще увеличивается в объеме. Сосудистое поле зародышевого диска объемлет до $\frac{3}{4}$ желточного мешка. Но краевая вена полностью исчезает. Так же уменьшаются и другие сосуды, при этом артерии больше, чем вены. У последних, может быть, даже убывание является лишь кажущимся, так как если они с поверхности и становятся менее ясными, то на нижней стороне сильно выдаются в виде выпуклых валиков. Здесь они обильно покрыты желтой клеточной тканью, содержащей желточные шарики и получающей от них свою окраску. Поэтому тонкие веточки, содержащие мало крови, кажутся желтыми (vasa lutea Галлера).[41] Мне кажется весьма сомнительным, чтобы эти нежные веточки непосредственно вбирали бы в себя неизменную желтковую массу, как предполагали раньше. Их желтый цвет я отношу за счет их обкладки. Если бы желтая окраска зависела от содержащегося в них желтка, то это должны были бы быть как раз более крупные желточные шарики, так как именно последние являются преимущественно окрашенными; кроме того, для того, чтобы сообщить столь тонким струйкам желтую окраску, в одной веточке должно быть одновременно много таких крупных желточных шариков. Однако наиболее крупные шарики желтка значительно больше, чем кровяные шарики, и если бы вены имели достаточно широкие устья для пропуска первых, то было бы непонятно, почему кровь не выливается, так как ничтожнейшее повреждение вены зародышевого диска заставляет туда притекать кровь со всех сторон. Мне казалось, что у эмбриона цыпленка сосуды всегда расширены кровью больше, чем у взрослого животного, так как у первого замыкание даже мелких сосудов, путем ли стягивания сосуда или путем образования кровяной пробки, осуществляется гораздо труднее, чем у последнего. Зато не подлежит никакому со-

мнению, что жидкая часть желтка всасывается венами, так как с десятого дня убыль желтка является более значительной, чем если бы она вызывалась воспринятием только через один желточный проток; а в более тонких разветвлениях вен кровь оказывается настолько слабо окрашенной, что можно думать, будто здесь примешана слабо окрашенная вода. Таким же путем происходит и воспринятие жидкой части белка.

Серозный листок отделился до самой крайней периферии сосудистого поля, и мочевой мешок расширяется в получившейся полости во все стороны. Количество сосудов в нем сильно возрастает. Переход его артерий в вены в более тонких веточках, повидимому, осуществляется непосредственно. Левая пупочная артерия развивается сильнее, чем правая. Мочевой мешок закрывает большую часть желточного мешка в виде замкнутого пузыря. А именно, одна половина этого пузыря лежит на амнионе и желточном мешке, другая же — на серозной оболочке и вместе с ней на скорлуповой оболочке. Эта наружная половина гораздо богаче кровью, чем внутренняя. Обе половины разобщены содержащейся внутри жидкостью. Каждая половина первоначально состоит из обращенного к жидкости слизистого листка и из сосудистого листка. Но в продолжение этих дней оба листка становятся в нижней половине и в стебельке, т. е. там, где дыхание менее значительно, менее ясными и образуют, повидимому, в особенности в стебельке, лишь один листок; я не мог только определить, соответствует ли последний первоначальному слизистому или сосудистому листку или же представляет совокупность обоих.

b. Амнион.

Амнион обильно заполнен жидкостью. Раскачивание зародыша взад и вперед, усиленное еще сократительными движениями амниона, является на восьмой день очень оживленным, но в последующие дни становится менее энергичным. То, что амнион действует при этом самостоятельно, казалось мне несомненным (хотя и совершенно неожиданным), так как только после того, как амнион стянулся на одном конце с образованием сильной морщинистости, происходило движение эмбри-

она, отнесенного жидкостью к противоположному концу. Если я раздражал амнион иглой, то стягивание становилось оживленнее или же появлялось вновь, если до этого оно прекратилось. Движение эмбриона поэтому отнюдь не является круговым движением, как у зародышей улиток, но раскачиванием в одну и другую сторону, вызванным своего рода пульсацией.

Эмбрион с восьмого по десятый день сильно вырастает. Он является еще значительно искривленным, однако вследствие более сильного выступания брюшной части голова далеко уже не соприкасается с хвостом. Голова все еще сохраняет наиболее быстрое развитие; повидимому, она еще заметнее, чем в предыдущие дни, превосходит туловищную часть по своей массе, что, может быть, зависит от того, что с внешней стороны затылочная часть теперь определеннее относится к очертаниям головы. Надклювие вначале обнаруживает на обеих сторонах по вырезу, переходящему потом в слабо-округлую выемку, и в конце десятого дня едва заметную. На кончике надклювия возникает белое, как мел, пятно. Голова становится более круглой, так как четверохолмие слабее выдается. c. Форма эмбриона.

Шея значительно удлиняется и становится свободнее, хотя сзади она остается еще заметно длиннее, чем спереди. Затылочный бугор на восьмой день еще сильно выдается; потом уже меньше. На девятый и десятый день на коже появляются перьевые чехлики, сначала по срединной спинной линии, от шеи до гузки, а также на бедрах. Сильнее всего выдаются чехлики рулевых перьев на гузке.

Различия у конечностей выступают сильнее. Локоть обращается назад, а колено наперед. Крыло же и ступня на восьмой день остаются в отношении их направления еще целиком в зависимости от предплечья и голени. Отсюда пальцы кисти направлены своими кончиками наперед, а пальцы ноги назад. После этого кистевой и голеностопный суставы становятся независимыми; первый из них направляется своей разгиба- d. Конечности.

тельной стороной наперед, второй же назад. Поэтому кончики пальцев кисти описывают при этом движении дугу спереди назад, а пальцы ступни сзади наперед. В конце десятого дня обращенные друг к другу локтевой и коленный суставы почти соприкасаются. Пальцы ступни сильно направлены наперед, пальцы же кисти еще несколько более книзу, чем назад. Одновременно происходит и развитие самих пальцев, причем сперва образуются зачатки всех члеников пальцев кисти или ступни внутри кожной складки, а затем уже пальцы вырастают за пределы последней. При этом вырастании средний и задний пальцы кисти остаются соединенными; еще теснее они связываются утолщающейся кожей, в результате чего в конце десятого дня их внешне уже нельзя отличить друг от друга. Это те два пальца, которые содержатся в главном крыле. Передний же палец растет больше кпереди, оказывается на девятый день полностью обособленным и становится основой крылышка. Поскольку передняя концевая часть одновременно направляется назад, то уже на десятый день она получает полностью характер крыла. Недостает лишь перьев. На задней конечности таким же путем обособляется в первую очередь передний палец; он перемещается все более ковнутри, причем его подошвенная поверхность, которая до того была обращена ковнутри, поворачивается книзу, и становится задним пальцем. Остальные пальцы также вырастают за пределы кожи, но обособленно и с неодинаковой быстротой, вследствие чего увеличивается неравенство в длине пальцев; в конце десятого дня ступня также в основном приобретает свойственную ей форму. Когти, однако, еще отсутствуют.

е. Пупок.

Пупок имеет воронкообразную форму и представляется поэтому в виде непосредственного продолжения брюшной стенки, в которое вдается кишечная петля, и так глубоко, что желточный проток оказывается лежащим в верхушке воронки.

Брюшные пластинки. Нервы.

Брюшные пластинки значительно увеличиваются в высоту и спереди доходят друг до друга. На этом месте к концу ука-

занного времени возникает грудинная кость в виде короткой и широкой пластинки, но без следа киля. Я не смог заметить, чтобы этот хрящ образовался из двух половинок. Значительно раньше по обеим сторонам ясно отграничиваются ребра, а между ребрами появляются мышцы. В этот период наконец-то я впервые не только ясно видел нервы, но и мог их на всем протяжении отпрепарировать, в том числе и почти все нервы туловища. Они, конечно, имеются там значительно раньше, и я заметил, что оторванные концы можно было наблюдать уже на пятый день, а часть ствола проследил на шестой и седьмой день; однако, благодаря малой плотности, особенно без уплотнения в спирте, дальнейший ход их удается проследить значительно позже их образования. Поэтому вряд ли можно сомневаться в том, что своеобразное ветвление блуждающего нерва обусловливается отступанием дуг аорты назад, а также первоначальным относительно высоким положением конца дыхательной трубки. Мне кажется еще, хотя и без достаточной в том уверенности, что мне удавалось иногда видеть у цыпленка на пятый день блуждающий нерв в виде чрезвычайно тонкой ниточки. Я определенно сомневаюсь в том, чтобы наблюдением можно было бы решить, врастают ли нервы в спинной мозг или же вырастают из последнего. Правда, если вынуть спинной мозг из его полости, то во время двух первых принятых здесь периодов он кажется гладким и никакого прикрепления нервов незаметно; но поскольку у спинномозговых нервов, как и у самого спинного мозга, влагалище развивается лишь позже, то естественно, что такая тонкая ниточка, состоящая из мягкой массы и притом слабо окрашенная и более тонкая, чем волос, не оставляет никакого следа. То обстоятельство, что нервы органов чувств явно вырастают из головного мозга, еще не доказывает, что и остальные нервы возникают тем же путем, так как органы чувств происходят именно из первоначальных выпячиваний головного мозга. Но брюшные и спинные пластинки образуются независимо от спинного мозга. То, что нервы врастают в центральную

часть из образующихся мышц или других частей, кажется мне по меньшей мере столь же невероятным, как и противоположный процесс; подобное развитие какой-либо части от одного конца к другому так, что один конец получает новую приставку, мне никогда не встречалось. Скорее каждая часть, повидимому, находится изначала целиком на своем месте и получает дальнейшее развитие только из самой себя. Поэтому, вернее всего, как только имеется в брюшных пластинках или других частях уже достаточная дифференцировка для того, чтобы нервная масса могла обособиться от остальной массы, хотя бы и на низшей ступени дифференцировки, то нерв всегда уже имеется здесь целиком, всем своим протяжением, и с обоими концами, как центральным, так и периферическим.

𝔤. Мышцы и окостенение.

Вскоре после образования хрящей можно заметить в прилегающей образовательной ткани волокнистость: это развивающиеся мышцы. Их сухожилия являются непрерывающимися продолжениями кожного листка. На той ступени их развития, о которой здесь идет речь, можно различить уже почти все мышцы конечностей, в особенности же находящиеся на бедренной кости и на лопатке, которые после удаления кожи можно очень ясно наблюдать даже невооруженным глазом, а также отделить ножом. Сильнее погруженными в общую образовательную ткань и менее обособленными от последней являются мускульные зачатки на предплечии и голени. Окостенение ранее всего появляется также в задней конечности. Первая точка окостенения находится в большой берцовой кости в начале девятого или в конце восьмого дня. К концу девятого дня она является уже значительной и твердой. Около этого же времени начинается окостенение в бедре и в первых члениках пальцев стопы.

𝔥. Положение внутренностей в полости тела. Желудок.

Благодаря полному вхождению сердца в полость тела, расположение содержащихся в ней внутренностей сильно изменяется. Так, печень и желудок оказываются сильно сдвинутыми назад. Так как печень одновременно сильно увеличи-

вается, то дно желудка находится недалеко от задней стенки полости тела. Именно вследствие этого область живота могла столь значительно распространиться в высоту, причем кишка, заметно увеличившаяся, сдвигается книзу. Железистый желудок очень ясно обособляется. Слепой конец желудка выдается далеко наперед за место отхождения кишки. В начале этого периода полость железистого желудка переходит почти еще без перетяжки в полость мускульного желудка, и последний представляет собой скорее дно желудка, нежели самостоятельную часть. Поэтому получается больше сходства со строением желудка птиц, ведущих хищный образ жизни; позже обособление этих частей становится как снаружи, так и совнутри резче. Этим самым желудок принимает форму, свойственную птицам, питающимся зернами.

Если проследить пищевой канал дальше кпереди, то мы найдем, что пищевод не только стал вообще шире, но что он особенно расширился в нижней части шеи, образуя пузыревидное вздутие, обращенное своей выпуклой стороной направо. Это зоб. Намеки на него имеются уже на седьмой день, с восьмого же трудно его не заметить. **i. Зоб.**

Кишка значительно увеличилась, однако далеко не в такой степени, как желудок. От первой петли кишки отрастает теперь сильно, удлинившаяся панкреатическая железа; вторая петля выдается из пупочного отверстия. Передняя половина тонкой кишки удлинилась слишком сильно, чтобы перейти в эту петлю в форме простого изгиба; задняя половина кишки удлинилась меньше; толстая же кишка отличается от тонкой благодаря большей своей ширине. Слепые кишки имеют $1\frac{1}{2}$ линии в длину; такая же длина наблюдается и у толстой кишки. Последняя ясно отграничена от клоаки благодаря наличию складки. Я затрудняюсь сказать, не образовалась ли эта складка уже раньше. К концу этого периода появляется первый намек на фабрициеву сумку. По всей вероятности последняя возникает также путем выпячивания. Впрочем, я не мог **k. Кишка. Клоака.**

проследить полностью ее развитие. Щель порошицы окружена выдающимся валиком.

l. Печень и селезенка.

Печень уже не кажется столь красной, как раньше, но скорее более коричнево-желтой; кровеносные сосуды сузились, а паренхима умножилась. Однако при инъекциях печень окрашивается еще полностью. На ней появляется желчный пузырь. Селезенка уже более удалена от желудка и удерживается перепонкой, идущей к желудку. Эта перепонка теперь очень тонка и носит поэтому полностью характер сальника.

m. Брюшина

Брюшина теперь ясно различима, но она толще, чем в более позднем своем состоянии, и представляет собой менее целостный и компактный листок. А именно, уже раньше можно было распознать прозрачный покров, облекающий все органы, поскольку последние граничат с брюшной полостью, и придающий им такой вид, будто они покрыты раствором клея. Этот покров становится при постепенном развитии все более листовидным, т. е. более плотным и более тонким. Этим путем образуются, повидимому, все серозные оболочки, причем все органы, граничащие с наполненной животной влагой полостью, получают такой покров.

n. Органы дыхания.

Органы дыхания за это время быстро развиваются. Передняя часть легкого утолщается и продвигается все ближе к спине. Внутренние разветвления в нем сильно увеличиваются и уже на восьмой день обладают довольно определенно выраженными стенками, тогда как до этого они казались словно нежно вырисованными кисточкой в общей массе. Сначала каждая ветвь дыхательной трубки делится на две главных ветви. а эти последние разделяются вилообразно все дальше и дальше. Из этих более крупных ходов вырастают под конец данного периода чрезвычайно нежные и тонкие цилиндрики, стоящие параллельно друг другу и образующиеся не путем разветвления более крупных веточек, а путем бокового отхождения от них рядами. Эти тонкие цилиндрики обладают слепым пуговкообразным концом, направленным к окружности

легкого. Все это их распределение представляет на десятый день под микроскопом великолепную картину. Задняя и внутренняя часть сохраняет в течение этих дней вид узкой полоски. Но микроскоп обнаруживает, что полость внутри ее не остается неразделенной, а вытягивается в виде трех или четырех мешковидных расширений, кпереди переходящих в обычный канал, кзади же становящихся наиболее выпуклыми, однако не выдающихся за задний край полоски. Таким образом, расширения канала на этот день остаются только внутренними. Самое заднее из этих расширений, повидимому, соответствует той самой пузыревидной полости, которую мы заметили на четвертый день (§ 6, h, § 9, p). На десятый день эти пузыри уже выдаются от края назад, особенно самый задний из них, имеющий величину почти булавочной головки. Сама же стенка вследствие увеличения стала тоньше и прозрачнее.

За эти дни дыхательная трубка сильно удлиняется. В местах разделения на обе ветви она утолщается, представляя зачаток нижней гортани, а также несколько расширяется бокаловидно на переднем конце, в виде предобразования верхней гортани. Переход в полость глотки, однако, снова сужен в узкую щель и, будучи окружен валикообразными краями, образует голосовую щель. Между обеими гортанями дыхательная трубка является наиболее тонкой, а так как расширенные части первоначально очень объемисты и лишь постепенно переходят в суженную среднюю часть, то получается впечатление, будто дыхательная трубка получила свое развитие, начиная спереди и сзади и по направлению к середине. Хрящевых колец я еще не нашел.

о. Почки.

Что касается почек, то следует заметить, что у них образуются лопасти; поэтому край почек становится более бороздчатым. Почки укорачиваются, вследствие чего мочеточники в задней их части становятся совершенно свободными.

р. Вольфовы тела.

Вольфовы тела все более укорачиваются. Они делаются в середине шире, к концам же, особенно по направлению

к переднему, заостряются. Однако в зависимости от пола, в дальнейшем развитии наблюдаются весьма заметные различия. У мужского пола все части растут сильнее, чем у женского, хотя по отношению к соседним органам они и сильно отстают в своем развитии, а у женского пола правое тело несколько отстает от левого. Сосуды в них становятся многочисленнее. Выводящий канал половых частей у самки получает значительно более широкий передний конец, чем у самца. Тонкая нить вольфова тела начинает у мужского пола исчезать и к концу десятого дня становится неразличимой.

Семенники и яичники.

Воспроизводящие органы стягиваются у обоих полов, но получают различную форму в зависимости от пола. У мужского пола они становятся стрючковидными и уже легко распознаются как семенники; у женского пола они становятся треугольными пластинками.

q. Сердце.

Внешняя форма сердца с этого момента в основном остается той же самой. Однако небольшие изменения все же происходят. Так, верхушка сердца резче обозначается и заходит за правую камеру дальше, чем до этого. Также, повидимому, продолжается и совсем легкое поворачивание сердца. Оно постепенно снова устанавливается по длинной оси тела, после того, как верхушка была некоторое время направлена книзу. В правой камере можно очень ясно различить как мускульный клапан, так и остальные мелкие клапаны сердца и изолированные мускулы. Из обоих предсердий левое все еще остается более крупным. Оба вплотную примыкают к камере. Выше мы заметили, что хотя первый зачаток предсердий и является двойным, однако эти зачатки соответствуют будущим сердечным ушкам, венозный же мешок между обоими является неподразделенной полостью. Однако в рассматриваемый нами промежуток времени можно без сомнения говорить о двух сообщающихся венозных мешках, так как в общей полости можно очень ясно различить два отделения благодаря имеющемуся выступу. Этот выступ, будущая перегородка, образует дугу, наиболее широкую в том месте, где перегородка между каме-

рами соприкасается с венозным мешком; отсюда дуга идет по нижней стенке венозного мешка (если представить сердце в его горизонтальном положении) к передней стенке и, повидимому, теряется до того, как достигнет устья вен, находящегося в верхней стенке. Таким образом, нельзя еще сказать, впадает ли полая вена в левый или же в правый венозный мешок, так как в пределах этой плоскости, мне казалось, не было еще никакого подразделения. Но полая вена при своем вхождении имеет направление влево — отношение, являющееся, повидимому, непосредственным следствием метаморфоза сердца. Дело в том, что во время второго периода полая вена должна была проходить сильно влево, чтобы достичь венозной части сердца. В последней эта вена загибалась под очень острым углом по направлению к идущему назад ушковому каналу. Теперь же, когда с переходом в третий период венозная часть сердца подтягивается более к середине, левый изгиб кровяного тока становится, хотя и очень постепенно, все более тупым. Изгиб этой дуги был одновременно направлен наперед. Он еще сохраняет то же самое направление, с более слабым изгибанием влево, и поэтому ток крови в левой половине общего или еще очень мало подразделенного венозного мешка поворачивает обратно. От этого, повидимому, зависит все еще сохраняющееся более сильное вздутие левой стенки. Во время второго периода ток крови направлялся в камеру через оба канала постепенно подразделившегося перегородкой ушкового канала. То же самое проделывает он еще и теперь, попадая в венозное отверстие обеих камер, вобравших в себя ушковый канал. Венозные мешки представляют собой, так же, как сначала и ушки сердца, лишь боковое расширение этого тока.

Я говорил лишь об одной полой вене. Во второй период отчетливо видно, что в сердце входит лишь один венозный ствол, принимающий в себя перед вхождением в сердце с обеих сторон передние полые вены в качестве ветвей. Каждая передняя полая вена составляется из яремной вены, плечевых вен и межреберных вен своей стороны. Эти соотношения меняются

теперь лишь постольку, поскольку общий стволик полой вены делается все короче. На восьмой и девятый день остается только общее устье. Но позже расходятся также и устья. Таким образом, кажется, что ствол вены все более и более утрачивается; поэтому возникает вопрос, объясняется ли это исчезновение тем, что вена все более врастает в сердце или же тем, что все бо́льшая часть венозного ствола превращается в венозные мешки. Врастание вены дает нам более наглядное представление о возникновении клапанов, только клапаны содержат в себе, повидимому, лишь внутреннюю стенку вен. Поскольку, кроме того, появление клапанов подвержено большим отклонениям (так как иногда на восьмой день я наблюдал у устья полой вены два маленьких клапана, в большинстве же случаев не мог их различить), то, очевидно, преобладающим отношением будет превращение, затрагивающее больше наружную, чем внутреннюю стенку, да и помимо прочего оно является основным во всем ходе развития сердца; мы ведь помним, что как ушки сердца, так и венозные мешки являются с самого начала лишь результатом превращения полой вены.

ᵹ. Образование артериальных стволов.

Луковица аорты уже на седьмой день не имеет больше формы луковицы, а скорее вид широкого, иногда уже бороздчатого сосудистого ствола. Теперь она оказывается глубоко изборожденной и подразделенной бороздами, как будто на четыре канала. При более подробном исследовании видно, что три канала правой стороны сливаются в короткий общий ствол и что у левого канала имеется еще правая верхняя прикрытая ветвь. Это будут как раз те оба главных кровяных протока, которые уже на седьмой день являются раздельными внутри луковицы аорты, теперь же стали отделенными и снаружи и укороченными. Их первоначальное переднее соединение полностью исчезло. Один из этих главных стволов выходит из левой камеры, лежит при своем начале более сверху и поэтому при рассматривании с нижней стороны прикрывается другим. Он делится на оба trunci anonymi, между которыми остается пищевод, и на третью дугу, проходящую на пра-

вой стороне позади truncus anonymus. Второй главный канал отходит от правой камеры, располагается у места своего отхождения более книзу, но сразу же направлен влево. Он делится на два канала, из коих лежащий более книзу пробегает рядом с левым truncus anonymus влево, другой же проходит более кверху и справа над дугами, направляющимися в эту сторону из первого главного ствола.

Бросается в глаза малая длина общих стволов. Метаморфоз артериальных дуг достиг теперь определенной ступени, которая делает понятным превращение первоначальной формы в то распределение сосудов, какое мы находим у взрослой птицы. А именно, мы имели первоначально перед собой простой канал, отходивший от сердечной камеры и подразделявшийся не сразу, а последовательно, на пять пар дуг. Все дуги одной стороны сходились вместе в корень аорты, а оба корня аорты образовывали ствол аорты. Из пяти пар дуг прежде всего исчезала первая, а затем и вторая. На пятый день остаются всего только три пары дуг, корень же аорты, поскольку он принадлежит двум первым дугам, превратился, повидимому, в ствол головной артерии. Тем временем начальная часть аорты стала толще и приобрела булавовидную форму. Она включает в себя два тока, которые разобщаются все более, по мере того как разграничение камер становится совершеннее. Однако оба тока вначале идут некоторое время вперед совместно. Один из них выходит из левой камеры и направляется к первоначально третьей дуге обеих сторон и четвертой правой стороны. Другой ток выходит из правой камеры и распределяется на четвертую дугу левой стороны и пятую дугу правой. Пятая дуга левой стороны исчезает. Одновременно все дуги смещаются от полости глотки назад. Наконец, в данный момент оба тока являются разъединенными и с наружной стороны. Аорта отходит еще двумя корнями, которые стали относительно короче, чем прежде. Правый корень получает питание от третьей, четвертой и пятой дуги своей стороны, левый же, более слабо развитой, — от третьей и четвер-

той дуги своей стороны. В аорту поступает, таким образом, кровь еще из обеих камер, причем каждый ее корень получает по одной дуге из правой камеры, и, кроме того, правый корень принимает две дуги из левой камеры, а левый — из той же камеры одну. Пятая дуга правой стороны несколько изменила свое положение, так как она проходит над выходящим из левой камеры началом аорты. Причину этого изменения следует искать в направлении кровяного тока из правой камеры.

Остающиеся теперь пять дуг сохраняются навсегда, но получают иное значение. Обе третьи дуги переходят с еще довольно сильным током в корень аорты своей стороны. Но надо себе представить, что эти переходы, как будет сказано дальше, становятся менее выраженными, тогда как переход в головную и плечевую артерии более выраженным, вследствие чего эти последние представляются в виде непосредственных разветвлений дуг; таким образом, обе дуги представляются в виде trunci anonymi, как мы их уже назвали. Пятая дуга правой стороны и четвертая левой отсылают теперь от себя небольшие ветви в легкое. Однако главный ток в этих дугах направляется в аорту. Если представить себе ответвление к легкому усиленным настолько, что оно образует продолжение дуг, в то время, как переход в аорту становится слабее, то мы и получим из обеих дуг легочные артерии, а из каждой из последних — по соединительному ходу в аорту или по боталловому протоку. Когда же после вылупления исчезнут и эти протоки, то все начало аорты из правой камеры превратится в легочные артерии. По мере того как все остальные переходы в аорту становятся слабее, четвертая дуга правой стороны все более и более усиливается и перед выклевыванием цыпленка образует главный корень нисходящей аорты, а после выклевывания и единственный.

Я несколько забежал в своем описании вперед для того, чтобы впредь можно было бы называть различные дуги соответственно постепенно приобретаемому ими значению. Так,

в будущем мы называем: сохраняющиеся в данный момент передние дуги (т. е. первоначально третьи) «безымянными артериями» (trunci anonymi) или, поскольку это обозначение неудачно, «передними артериальными стволами», самые задние дуги (или первоначально правую пятую и левую четвертую дуги) — «легочными артериями», и, наконец, предпоследнюю дугу правой стороны — «нисходящей аортой» или «задним артериальным стволом».

Трудно сказать, в какой мере те два тельца, которые рассматривались то как щитовидные железы, то как зобные железы птицы, являются остатками жаберных дуг, за каковые их принимал Гушке (Huschke, Isis, XX, стр. 403). Жаберные дуги переходят в стенку шеи, и та масса, которая их образует, никогда не отходит до того места, где теперь располагаются артериальные дуги. Не находил я этих телец и на передних артериальных стволах, но наблюдал в виде двух маленьких, богатых кровью телец с каждой стороны близ места отхождения головной артерии, от которой каждое из них получало по маленькой веточке. Поскольку самая задняя часть головной артерии принадлежала первоначально корню аорты, то именно такое их положение могло бы привести к тому, что эти маленькие тельца были бы обязаны своим происхождением исчезнувшим первым сосудистым (не жаберным) дугам. Однако я не мог наблюдать ничего, относящегося к этому преобразованию. Оба тельца имеют бросающееся в глаза сходство с селезенкой и, если не ошибаюсь, также и с первоначальным состоянием вольфовых тел. Они еще теснее связаны с яремными венами, нежели с головной артерией, и под микроскопом кажутся состоящими из ветвящихся и переплетающихся сосудов. Когда эти сосудистые, как их можно было бы назвать, железы хорошо различались на шее, то всегда выступали ясно и нервные узлы в блуждающем и симпатическом нервах. Под микроскопом нервные узлы и сосудистые железы обнаруживали большое сходство, так как в первых можно было наблюдать такое же распределение

нервных волокон, которые в тельцах казались переплетающимися. И только более темная окраска сосудистых желез отличала их от нервных узлов. Пока я еще не мог проследить первое появление обеих частей.

s. Спинной мозг.

У спинного мозга обособляются вздутия, от которых отходят нервы конечностей. А именно, если раньше спинной мозг казался утолщенным по всему туловищу (§ 9, u), то теперь середина его становится относительно тоньше, вздутия же расходятся друг от друга кпереди и кзади. Вообще же у каждого места вхождения нерва наблюдается свое небольшое вздутие. Листки спинного мозга теперь ясно расходятся один от другого, в особенности в шейной части; нижние тяжи спинного мозга на месте выхождения нервов конечности развиты сильнее, чем верхние.

t. Общая форма головного мозга.

Головной мозг изменяет в течение этих трех дней свою общую форму весьма сильно. Четверохолмие, которое уже на седьмой день росло слабо, настолько отстает в росте, что получается впечатление, будто оно погружается, тем более, что оно продолжает расти только в ширину, но не в вышину. Наибольший рост сосредоточен теперь в полушариях большого мозга, которые выступают во все стороны, преимущественно же удлиняются по направлению к четверохолмию. Вследствие этого пузырь третьей мозговой полости, сильно отставшей в своем развитии, уже на шестой и седьмой день почти целиком перекрывается. Таким образом, при рассматривании головного мозга со стороны его крыши можно видеть только четверохолмие и более крупный большой мозг. Между обоими находится глубокая, еще довольно широкая поперечная щель, на дне которой можно заметить пузырь третьей мозговой полости с его открытой и оттесненной кверху покрышкой. Позади четверохолмия располагается мозжечок с ясно выраженной средней долей. Наиболее же существенное изменение состоит, несомненно, в том, что теперь в большинстве участков наблюдается выступание очень ясной волокнистости, которая частично слагается в толстые пучки.

Отдельные части.

Однако перейдем к рассмотрению отдельных частей. С ростом большого мозга изменяется не только его внешний вид, но также, в особенности, и вид его внутренних частей. Ту часть, которую мы приравняли своду головного мозга млекопитающих, уже на восьмой день едва удается распознать, средняя впадина становится глубже; но так как одновременно полосатые тела сильно растут, особенно кзади, то задние ножки свода сильно возвышаются и разъединяются. Вследствие этого средняя линия свода устанавливается все более перпендикулярно по отношению к основанию большого мозга. Среднее углубление, состоящее из двух все ближе прикладывающихся друг к другу листков и доходящее до средней линии свода, является теперь уже явно составной частью головного мозга птицы, которую называют лучистой перегородкой и которая отличается от прозрачной перегородки млекопитающих тем, что за отсутствием спаины она продолжается вплоть до крыши. Боковые желудочки становятся у́же. По направлению к основанию головного мозга мы находим перекрещивающиеся волокна.

Вследствие того, что средняя линия бывшего свода или нижний край образующейся перегородки становится более вертикально, а задние корешки смещаются кверху и разъединяются, то и переход из полости большого мозга в третью мозговую полость расширяется; а так как третья мозговая полость в своей крыше открыта, то и большой мозг получает здесь выход наружу. Этот выход через крышу третьей мозговой полости имелся у большого мозга уже на седьмой и шестой день и даже раньше. Но тогда большой мозг определенно не имел другого непосредственного выхода, так что боковые желудочки сообщались только со средней полостью, проходившей через весь головной мозг. К сожалению, я не могу определенно решить, возникает ли этот выход, который приобретают в данный отрезок времени желудочки большого мозга, просто таким путем, что задние ножки свода разъединяются, или же путем настоящего разрыва части мозговой

стенки. На восьмой день и в начале девятого желудочки являются еще со всех сторон замкнутыми. Но и на десятый день мне, действительно, казалось, что задний переход перегородки в крыше каждого желудочка обнаруживал, даже при самом осторожном отделении мозговой оболочки, просвет, окруженный резко обозначенными краями. Однако притти здесь к определенному решению чрезвычайно трудно, так как перегородка является в это время вверху чрезвычайно тонкой; также и аналогия с головным мозгом говорит против этого.

В то время как большой мозг и пузырь третьей мозговой полости сближаются друг с другом, сильно увеличиваются и приподымаются зрительные бугры. Можно заметить, что от них отходит выпуклая, широкая полоска, направляющаяся кнаружи вокруг ножек головного мозга и книзу; она получает ясно волокнистое строение, соединяется с такой же полоской другой стороны, частично перекрещивается и переходит в зрительные нервы. Эта полоска отвечает полоске зрительных нервов, которая соединяет зрительные нервы с зрительным бугром и половиной четверохолмия каждой стороны. До этого последняя часть находилась на значительном отдалении от зрительных нервов, и можно было говорить о связи с ними лишь через посредство посторонних частей. Теперь же четверохолмие подошло довольно плотно к зрительным буграм. Полоска же зрительных нервов также не представляет собой чего-нибудь совершенно нового, что вклинивается между двумя частями, а является производным наружной стенки основания мозга; и уже на седьмой день, казалось мне, я мог различать, имея в виду последующую форму, совсем легкое возвышение. Дно третьей мозговой полости ведет в воронку, на которой я мог лишь заметить, что ее напоминающий пуговицу придаток яснее от нее отграничен и теснее окружается ямкой развивающейся клиновидной кости. Ямка зрительных нервов за эти дни также постепенно заполняется, так что входы в зрительные нервы больше уже не видны. Я еще раньше указывал (§ 8, v), что оба входа

зрительных нервов сближались и под конец соединялись в верхушке ямки (§ 9, о). Теперь уже никакого входа нет, и нервы образуют перекрест. Чтобы уяснить себе, каким образом нервы сначала не перекрещиваются, а потом перекрещиваются, при этом вовсе не меняя ни своего начала, ни своего конца, следует вспомнить те соотношения зрительных нервов, какие наблюдаются на четвертый и пятый день. Каждый нерв обладает своим отдельным полым входом на боковой стенке воронкообразной ямки. Теперь вообразим, что каждый зрительный нерв удлиняется и при этом все больше вытягивается из мозговой части. Если представить, что это вытягивание совершается совершенно механически, наподобие вытягивания из вязкого теста, то все бо́льшая часть стенки общей ямки зрительных нервов будет превращаться в вещество зрительных нервов. Неизбежным следствием этого будет то, что верхушка ямки под конец сделается общей для обоих нервов, а оба полых входа над ней сомкнутся. Указанная верхушка явится теперь местом перекреста. Если тем временем появились ясные волокна, то они сходятся в этом месте с обеих сторон. Надо припомнить, что на четвертый и пятый день ясные волокна еще не видны, и скорее кажется, будто зрительный нерв отходит от общей стенки третьей мозговой полости. Если представить себе место перехода (которое, разумеется, ничем не обозначено) не слишком маленьким, то началом зрительного нерва правой стороны будет не только часть правой стенки третьей мозговой полости, но также и небольшая часть граничащей с ней мозговой стенки, и поэтому не должно бросаться в глаза, что потом при появлении ясной волокнистости каждый зрительный нерв отходит с двух сторон. Это описание, повидимому, доказывает, что чувствительные нервы непрерывно вырастают из мозга, что представляется для этого образования совершенно ясным.

Покрышка третьей мозговой полости изменяется вследствие складкообразования при схождении большого мозга с четверохолмием. Задняя часть покрышки, не имевшая отверстия,

хотя также немного складывается, но не возвышается, а утолщается только вследствие складкообразования. На десятый день она уже явно получает характер задней коммиссуры. Под ней находится канал, который я намерен назвать передним водопроводом. Он отвечает задней части пузыря третьей мозговой полости (§ 7, u), первоначально целостного, а затем подразделившегося на передний и задний отделы. Та же часть покрышки, которая непосредственно отходит от зрительных бугров и является частично открытой, возвышается и образует складки, но не вследствие схождения большого мозга с четверохолмием (так как снизу они еще не соприкасаются), а, как кажется, благодаря перегибанию самих мозговых ножек и сдвиганию друг к другу отдельных частей на основании мозга.

Больше всего изменяет свой вид четверохолмие. Складчатость, которую мы описали на седьмой день, усиливается к восьмому. Одновременно среднее вдавление становится шире. Если в это время вскрыть половину четверохолмия, то можно увидеть боковую полость, заходящую между отдельными складками. Складчатость занимает переднюю часть четверохолмия, оставляя гладкой небольшую часть позади. Это все, что я смог увидеть в отношении подразделения всей массы четверохолмия на переднюю и заднюю пары вздутий, о которых упоминает Серрес (Serres). На девятый день складки начинают меж собой срастаться, а на десятый мы находим на каждой стороне почти одну только простую полость с толстой стенкой. Обе полости соединяются друг с другом под средним, все более расширяющимся вдавлением. Таким образом, четверохолмие состоит из двух пузырей, все более расходящихся в стороны и соединенных широким, проходящим посредине каналом. Средний канал, который может быть назван средним водопроводом, переходит спереди в передний, а сзади в задний водопроводы, и в данный момент является лишь немногим шире обоих остальных. Его покрышка сзади очень тонка. Внутри четверохолмия проходящие мозговые

ножки перегибаются кверху, с чем, очевидно, связано укорочение четверохолмия. При рассмотрении изнутри этот перегиб имеет некоторое сходство с мозговым ганглием, но теперь является далеко не таким свободным, как внутренние ганглии четверохолмия у низших позвоночных.

Мозжечок после того, как оба листка соединяются, быстро растет. От этого соединения в конце седьмого дня вместо простого листка наблюдается удвоенный вследствие образования складки и зарубки листок, реже тройная складка. На десятый день имеется уже ясный червячок, так как середина срастания утолщается. Хотя книзу и не заметно мостика, однако мозговые ножки оказываются под мозжечком все же сильно утолщенными.

Четвертая мозговая полость приобретает сильно измененный вид. Перегибы мозговых ножек становятся все более резко выраженными, так что четвертая мозговая полость все больше скрывается под мозжечком. Кзади она не переходит непосредственно в щель спинного мозга; более того, пластинки спинного мозга здесь не только являются сращенными, но в месте срастания образуется выступ, напоминающий мозжечок, но отличающийся от последнего значительно более мелкими размерами.

Все продолжения твердой мозговой оболочки, серповидный отросток, мозжечковый намет и т. д. хорошо развиты. Странно только, что череп сохраняет все еще кожистую консистенцию. Более плотной консистенцией отличаются лишь клиновидная кость, затылочная кость и область вокруг внутреннего уха. Позвонки позвоночника имеют кольцевидную форму, причем тело лишь немногим толще дуги; однако спинную струну в конце этого периода нельзя уже вытянуть так легко, как раньше. Весь позвонок остается еще хрящевым.

Величину глаз можно было бы почти назвать чудовищной. **u. Глаза.** Оба глаза вместе составляют более половины всей головы. До седьмого дня глаза оставались совершенно неприкрытыми. На седьмой день в коже вокруг глаза можно заметить почти

круглую кайму, и только кнутри этот круг несколько удлинен. Зато здесь, в пределах каймы, можно наблюдать образование тонкой складочки — это мигательная перепонка. Кругообразная кайма возвышается к середине в виде складки, притом больше сверху и снизу, чем с обеих сторон. Этим самым образуется эллипс, являющийся на десятый день еще настолько широким, что большая часть глаза остается непокрытой. Твердая глазная оболочка очень тонка. У сосудистой оболочки имеется еще удлиненное пятно без пигмента, которое, начиная от входа зрительного нерва и по направлению к краю, делается все у́же, но оканчивается на заметном расстоянии от края. Кроме того, далее кнаружи на внутренней поверхности ресничного тела снова видна белая полоска. Последняя кажется, однако, лежащей не внутри ресничного тела, а на его внутренней поверхности, и состоит из складки, из которой мне иногда удавалось извлечь массу (свернувшуюся в спирте), напоминающую campanula Halleri в глазу рыб. Вообще сетчатка образует на лишенной пигмента полоске по направлению ковнутри ясно выраженную складку, вдающуюся в стекловидное тело. Ресничное тело растет и является на своей задней поверхности покрытым тонкой оболочкой, которая теперь резко обособляется от сетчатки и которую я раньше уже назвал лучистым листком. Она, повидимому, оканчивается у сумки хрусталика или же сращена с ней. Можно ясно видеть, как сетчатка с приподнятой, подчас бороздчатой каймой обособляется от лучистого листка. К концу этого периода радужная оболочка представляется в виде узкого кольца на отверстии сетчатки. Она еще не окрашена.

v. Нос. Носовой ход устанавливается постепенно горизонтально; это происходит частью вследствие того, что клюв сильнее выступает, главным же образом вследствие того, что верхняя челюсть одной стороны после достижения лобного выроста расширяется кнутри по направлению к другой и, начиная от кончика клюва, все более срастается с ней кзади, причем одновременно развивается носовая перегородка. Благодаря

этому формируются нёбные дуги. Последние спереди сходятся друг с другом, кзади же отделяются щелью. В эту щель открываются носовые ходы. К концу этого периода нёбные дуги начинают уже охрящевевать. Носовые раковины отрастают от обонятельной ямки наружу, по направлению к носовому ходу.

Наружный слуховой проход стал широким и глубоким. Евстахиева труба уже не так широка, как раньше, но еще не окружена клиновидной костью. Если эту трубу вскрыть, то видно, что она ведет к внутреннему уху, где можно различить несколько частей, которые я не в состоянии определить, так как я не прослеживал последовательно их развитие. Между прочим, здесь можно заметить беловатый пузырь, еще окруженный мягкой массой, — очевидно, преддверие. Ходы улитки в конце этого периода можно также найти, если итти от черепа. w. Ухо.

§ 11

Одиннадцатый — тринадцатый дни

Воздушная полость продолжает все время увеличиваться, а белок убывать. Желточный мешок становится вялым и спадается. Он уже менее заполнен. Крупные желточные шарики оказываются сильно уменьшившимися. Сосудистое поле растянулось почти по всему желтку. Лишь небольшая часть, поперечником в четыре-пять линий, окружается одним только желточным полем. При столь сильном уменьшении желточного поля кажется, будто оно действительно исчезает; по крайней мере около этого времени, даже при осторожном удалении белка, мне казалось часто, что я вижу действительное отверстие в части, окружающей желток. Хотя пограничная вена более уже не видна, то место, которое она ранее занимала, легко различимо, так как зародышевый диск в желточном поле очень нежен и тонок, а в сосудистом поле, наоборот, значительно толще, особенно его сосудистый листок. Послед- a. Общие части яйца.

ний внедряется в желтковую массу посредством глубоких морщинистых складок, наблюдавшихся уже в начале этого периода, но теперь достигающих глубины более одной линии. Складки снова покрыты маленькими морщинками и являются, очевидно, аналогичными кишечным складкам, заменяющим у многих низших позвоночных отдельные кишечные ворсинки. В каждой складке залегает более крупная вена, а в мелких морщинках — более нежные венозные веточки.

b. Мочевой мешок.

С более сильным развитием мочевого мешка исчезает и серозная оболочка желтка. Я, к сожалению, упустил отметить тот момент, когда эту оболочку уже нельзя более найти, и теперь, когда у меня нет в распоряжении свежих яиц, я не могу уже наверстать упущенное. Однако я полагаю, что в ближайший отрезок времени этой оболочки уже не существует. Мочевой мешок обрастает теперь постепенно весь желток вместе с амнионом, вследствие чего, при нарастании своем в общем в правую сторону, он достигает самого себя. В месте схождения края этого мешка срастаются. И вообще его первоначальная форма вскоре становится совершенно неузнаваемой. Уже на тринадцатый день наблюдается лишь одна левая пупочная артерия или же она получает преобладающее развитие, в то время как правая едва заметна. Стволы и главные ветви пупочных артерий и вены часто кажутся лежащими между наружной и внутренней половинами мешка, причем они выпячивают в виде складки внутреннюю половину в направлении полости. Так как место их вхождения, т. е. пупок, а также их концы закреплены благодаря примыканию мочевого мешка к скорлуповой оболочке, то более крупные ветви при своем росте принимают очень различное положение, благодаря чему соединяющая их оболочка представляется различным образом сложенной в складки, срастается и становится неразличимой. Иногда кажется, будто этот так называемый хорион состоит лишь из одного листка, причем внутренняя половина не может быть поставлена с ним в связь. Однако из всего способа развития можно видеть, что когда

мочевой мешок в своем росте достиг другой своей части, то как амнион, так и желточный мешок окружаются обоими его слоями, внутренним и наружным, из коих каждый первоначально состоял из слизистого листка и из сосудистого листка. Обычно обе половины можно еще полностью развернуть. В жидкости между обоими слоями можно теперь заметить нежные белые хлопьевидные полоски и комочки, представляющие собой осадок мочи. Стволы вен и артерий мочевого мешка отличаются по своей окраске, причем в первых содержится более светлая, во вторых — более темная кровь. Можно наблюдать, как артерии при каждом ударе пульса в стволах выпрямляются, а вблизи прикрепленных мест изгибаются.

Амнион содержит нежные, но ясно выраженные сосуды. c. Амнион.

d. Форма и положение эмбриона.

Движения эмбриона делаются более самостоятельными, его положение в частностях сильно меняется, что связано, повидимому, с условиями окружающей его среды. Он все же находится ближе к тупому, нежели к острому концу. Обычно он располагается здесь кольцом, занимающим поперечную периферию яйца. Он представляется покрытым волосами, а эти волосы имеют окраску будущей курицы. Если их исследовать ближе, то они оказываются не настоящими волосами, а удлиненными (на тринадцатый день до четырех линий), узкими и замкнутыми перьевыми сумками, содержащими будущие перья с их окраской и с чрезвычайно нежными, еще не подразделенными на отдельные лучи опахалами. Туловище своими размерами превышает заметно размеры головы. На клюве уже нет более выемки, он становится более тупым и приобретает свой роговой покров. Пальцы на стопе получают когти. Кожный покров на ногах подразделяется на щитки и чешуи, но сохраняет еще мягкость; задний палец направляется целиком назад.

В глубь пупка теперь глубоко свисает уже не простая, а закрученная петля сильно удлинившейся кишки и затем выходит из него, так что часть кишки действительно располагается вне тела, даже если считать пупок принадлежащим e. Пупок.

к полости тела, поскольку полость пупка открыто сообщается с последней. Стебель же мочевого мешка является сращенным с пупком. Брюшные пластинки сильно удлиняются по направлению к пупку, его, однако, еще не достигая, и оставляют меж собой эллиптический просвет, затянутый вплоть до кожного пупка только брюшинной оболочкой. Тем, чем является кожный пупок для брюшинной оболочки, тем является этот просвет для брюшинных пластинок, которые подразделились теперь на хрящи, мышцы и нервы и образуют те анимальные части тела, которые лежат под позвоночным столбом. Я хотел бы поэтому назвать этот просвет «телесным пупком». Он занимает теперь далеко уже не всю длину туловища. Поэтому спереди, где столкнулись брюшные пластинки, остается место для увеличения грудинной кости, которая на десятый день была еще очень короткой, без гребня и совершенно мягкой. Как грудина, так вместе с ней и вся грудная клетка, быстро удлиняются кзади. Первая получает нежный гребень.

f. Скелет. На тринадцатый день наблюдается довольно полное развитие хрящевого скелета. Окостенение только еще начинается; однако после того как в предыдущий период оно было заметно только в задней конечности с наступлением одиннадцатого дня оно обнаруживается в столь многочисленных местах и столь быстро прогрессирует, причем, как я мог убедиться, не у всех особей одинаково, что нормальную последовательность можно будет установить только после целого ряда поставленных в этом направлении исследований. У одного эмбриона от начала двенадцатого дня, который сейчас находится передо мною, окостенения имеются в более крупных трубчатых костях конечностей, в ключице, лопатке, в лобковой кости и бедренной кости. Окостенение передних ребер достигает длины в полторы линии. В позвоночнике тела позвонков стали толще, передние из них получили нижние остистые отростки, так что позвонки обладают уже приблизительно формой, присущей им у взрослой птицы.

Однако весь позвоночник состоит еще из хряща, за исключением одной очень маленькой отвердевшей точки в каждом позвонке. Эта точка лежит внутри тела позвонка и охватывает спинную струну двумя короткими отростками. Уже до этого спинная струна, представляющаяся по сравнению с более толстым хрящом светлой, была в каждом позвонке вследствие роста тела последнего суженной, так что она по внешней форме напоминала лимфатический сосуд. С появлением точек окостенения сужение спинной струны быстро увеличивается. Первые точки окостенения появляются в шейных и грудных позвонках, тогда как в поясничных позвонках она еще не заметна. Спустя сутки после только что описанной картины окостенения, т. е. на тринадцатый день, имеются уже значительные окостенения по бокам в дугах позвонков, окостенения же в телах позвонков растут крайне медленно. В этом кроется, очевидно, причина того, что их до сих пор не замечали, что особенно относится к более толстым телам позвонков млекопитающих, где они едва ли будут просвечивать.

В голове в конце двенадцатого дня я находил точки окостенения во всех тех костях, которые более удалены от черепа. Межчелюстная кость является уже твердой, скуловая кость почти окостенела, хотя еще мягка; в нижней челюсти имеются кости длиной в 2.5 линии, более мелкие кости имеются в верхней челюсти, в передних и задних нёбных костях, в квадратной кости, даже в рогах подъязычной, наконец крупная кость в основной части глазной перегородки (очевидно, отросток клиновидной кости). Черепная покрышка была еще чрезвычайно тонкой и мягкой, однако передние отроги лобных костей были окостенелыми. Окостенелой была и небольшая часть височной кости, но сами дуги еще хрящевыми. Основание черепа или продолжение ряда позвонков состояло из толстых хрящевых масс, содержавших мелкие ядра окостенения. Днем позже почти все кости головы, хотя бы частично, являются окостенелыми, а черепную покрышку можно рассматривать как крупную фонтанель.

Внутренности тела.

Брюшная часть растет в своей задней части медленнее, чем в передней. Так как сердце отличается значительными размерами, а печень тоже быстро растет, хотя и не в такой степени, как у млекопитающих, то желудок доходит до области пупка. В этом кроется, повидимому, причина того, что в это время значительная часть кишки находится в пупке и даже свисает в него несколькими оборотами. Полый пупочный канатик при этом удлиняется почти на полдюйма.

h. Пищеварительный канал.

Если проследить пищеварительный канал спереди назад, то мы найдем, что внутренняя поверхность пищевода усажена крупными продольными складками. Зоб более отграничен, чем раньше, и сильно выдается вправо. В эту же сторону искривляется и весь пищевод, так что он уже не располагается над дыхательной трубкой. Зоб значительно расширен и отграничен как снаружи, так и изнутри от мускульного желудка. Он снабжен толстыми стенками, и на его внутренней поверхности ясно видны слизистые железы. У мускульного желудка очень толстая стенка, и вообще его форма сохраняется. Справа от него отходит двенадцатиперстная кишка до самого пупка, но затем резко загибается, подымается с правой стороны до нижней поверхности печени и обхватывает этим загибом поджелудочную железу. От печени эта подвздошная кишка направляется снова назад, входит с правой стороны в пупок, образует вне последнего несколько оборотов, которые удерживаются удлинившейся брыжейкой, принимает в себя в одном обороте желточный проток, снова идет по стенке пупка обратно и переходит на левой стороне в толстую кишку, которая, образуя простой изгиб, направляется вдоль крестца к клоаке. То, что лежащую в пупке часть тонкой кишки можно действительно рассматривать как вытесненную вследствие узости брюшной части, а не как новообразовавшееся удлинение кишки, я заключаю из того, что слепые кишки, имеющие на тринадцатый день длину в четыре линии, лежат теперь почти целиком в пупке. Толстая кишка выросла менее всего, но зато значительно возросла в толщину. Желчный пузырь

у печени окрашен в зеленый цвет, и некоторое количество желчи находится в двенадцатиперстной кишке и в желудке. В общем, весь пищеварительный аппарат получает свою окончательную форму, если отрешиться от того, что часть тонкой кишки является выпяченной.

Клоака ясно отделена от кишки. В клоаку широким устьем, но с измененным строением переходит фабрициева сумка. Дело в том, что последняя является по своей внутренней стенке складчатой. При переходе в клоаку складки исчезают. Здесь впадают выводные пути полового аппарата, а также почек. Кроме того, в клоаку открывается и стебелек мочевого мешка. Этот стебелек вблизи клоаки расширяется, сам же переход узкий. По направлению к пупку это расширение снова суживается. Оно отвечает тому, что некоторые авторы называют мочевым пузырем. i. Клоака.

Почечные дольки сильно разделены, вследствие чего внешний край почек выглядит еще более извилистым, чем раньше. Мочеточник ясно прослеживается до самой клоаки. К двенадцатому дню образуются, согласно Ратке, на переднем конце почек надпочечники. k. Почки

Вольфовы тела все более укорачиваются, но все еще очень богаты кровью. У женского пола это укорачивание, особенно на правой стороне, постоянно сильнее, чем у мужского. Внутренние протоки все более извиваются и сходятся на одной стороне к семеннику,* также укорачивающемуся, а на другой, переходя в выводящий проток. Последний утрачивает у мужского пола свой передний конец, а у женского укорачивается справа сильнее, чем слева. l. Вольфовы тела.

Легкие уже прилегают к ребрам. С этого момента ребра вызывают глубокие вдавления, как будто легкие все больше проталкиваются кверху, сами же легкие срастаются с грудной клеткой, причем выделенный с обеих сторон перитонеальный покров их соединяет. При переходе от предыдущего пе- m. Легкие.

* Очевидно не соответствует действительности.

риода к настоящему легкие имеют часто щетковидный или бархатистый вид, благодаря тому, что тонкие концевые трубочки возвышаются над общей поверхностью; вскоре, однако, они снова спаиваются и на тринадцатый день получают окончательную постоянную форму. Зато заполненная пузырьками задняя полоска только теперь начинает развиваться. Согласно письменным сообщениям Ратке в начале этого периода имеется по четыре пузырька с каждой стороны.* Пузырьки проталкиваются через поверхность, задние при этом значительно скорее, чем передние. На тринадцатый день полоска свободно выдается в полость тела, вплоть до пупка.

Толщина дыхательной трубки становится равномернее, однако самый передний конец остается более широким, чем задний. У дыхательной трубки обособляются несколько слоев, которые на тринадцатый день нетрудно отделить друг от друга. Самый внутренний слой отвечает тонкой, но плотной слизистой оболочке, которая настолько полно отделяется от ближайшего окружающего ее слоя, что ее можно извлечь из последнего, словно из ножен (Ратке). Она окружается вторым, более плотным и толстым слоем, который подразделяется на целый ряд следующих друг за другом колец, с короткими промежутками между ними. Это кольца дыхательной трубки с их волокнистыми промежутками. Более плотно прилегает к этому среднему слою третий, наружный слой, являющийся волокнистым и утолщенным с обеих сторон. Он состоит из мускульного покрова, образующего с каждой стороны musculi sterno-tracheales. Расширение верхней гортани увеличивается, в результате чего она представляется расширенной в два плоских боковых кармана. Под конец можно различать все части гортани; даже маленькая выпуклая, торчащая внутрь от щитовидного хряща полоска имеет в конце этого или в начале следующего периода вид нежного штришка. В таком состоянии все хрящи гортани ясно обнаруживают свое сходство с кольцами дыха-

* Я же видел только по три.

тельной трубки или ее частями, менее отклоняясь от их формы, чем впоследствии.

Правое предсердие достигает величины левого. Задняя полая вена впадает в правое предсердие вблизи перегородки, удлинившейся теперь до этого места. Ток крови направляется к левой камере. Задняя полая вена принимает в себя перед самым вхождением в сердце правую переднюю полую вену. У левой же передней полой вены имеется самостоятельное устье благодаря тому, что общее устье указанным выше (§ 10,q) образом глубже вошло в предсердие. Почти получается впечатление, будто это устье занимает теперь яйцевидно-округлое отверстие или просвет в перегородке. Устье задней полой вены находится вблизи места впадения левой передней полой вены. Обе отделены друг от друга небольшим клапаном, пропускающим кровь из последней вены только в правое предсердие, кровь же из задней полой вены — преимущественно в левое предсердие, хотя заполняться должно и правое предсердие, поскольку вена не замкнута. n. Сердце.

Что касается первоначальных артериальных дуг, то их изменения происходят довольно энергично. Передние артериальные стволы постепенно отделяются все больше от задних дуг. На тринадцатый день они непосредственно переходят в головную и плечевую артерии и представляют собой стволы последних. Переходы же их в оба корня аорты становятся тоньше и идут под все более заостряющимися углами, т. е. имеют скорее форму сообщающих ветвей. Легочные артерии переходят в виде равномерно идущих дуг в корни аорты, но различно с каждой стороны. На левой стороне, где сообщающая ветвь от переднего ствола артерии развита слабо, легочная артерия сама является корнем аорты и значительно крупнее правой легочной артерии. Дело в том, что на правой стороне задний ствол артерии расширяется за счет легочной артерии этой же стороны, так что главным образом первая из них образует правый корень аорты и принимает в себя легочную артерию лишь как боковую ветвь. Эти изменения, пови- o. Артериальные стволы.

димому, указывают на то, что левая камера гонит все еще кровь более вправо, а правая более влево. Каждая легочная вена отсылает, кроме того, еще нежную ветвь к соседнему легкому. Таким образом, передняя часть тела снабжается теперь артериальной кровью из левой камеры, задняя же часть — одновременно и из левой и из правой.

р. Головной мозг.

Головной мозг при виде сверху весьма напоминает трефовый туз. Масса четверохолмия двумя вздутиями разошлась широко в стороны. Середина покрышки совсем опустилась книзу и образует очень широкое соединение между обоими вздутиями четверохолмия. Передний, средний и задний водопроводы образуют теперь совместно непрерывный канал. Заднюю ветвь знака треф образует мозжечок, вклинивающийся между обоими пузырями четверохолмия и достигший одинаковой с ними высоты, а кроме того сталкивающееся с мозжечком место срастания обоих листков спинного мозга. Переднюю ветвь знака занимает, наконец, большой мозг, заостряющийся кпереди. В середине, где все эти четыре ветви сходятся, находится углубление, из которого выдается холмик, не достигающий, однако, высоты остальных частей. Холмик состоит, очевидно, из мозговой массы и не может быть не чем иным, как покрышкой третьей мозговой полости, сместившейся в предыдущий период благодаря складкообразованию кверху. А именно, этот холмик на внутренней своей поверхности является полым, наподобие опрокинутого котелка, и переходит спереди в зрительные бугры двумя тонкими ножками, разъединенными щелью (первоначальная щель в покрышке третьей мозговой полости). Сзади же она, повидимому, переходит через посредство белого листка в заднюю коммиссуру. Ясно, что эта часть мозга, отстоящая на тринадцатый день от зрительных бугров менее чем на одну линию, отвечает мозговой железе. Согласно изложенному, мозговая железа является приподнятой (§ 10, t), а позже редуцированной покрышкой третьей мозговой полости, так же, как мозговой придаток

является отмершей верхушкой воронки или первоначального конца третьей мозговой полости.

Упомянутое раньше сращение листков спинного мозга при их переходе в головной мозг теперь возвышается и прикладывается к мозжечку, в результате чего четвертая мозговая полость совершенно закрывается. Мозжечок значительно увеличился и приобрел поперечные бороздки на своей средней части, вследствие чего он подразделился на листки. Обе разошедшиеся друг от друга массы четверохолмия содержат, однако, еще небольшую полость, сообщающуюся с водопроводом. В каждой полости можно теперь заметить по удлиненно-округлому ясно выраженному ганглию. Стенки благодаря сращениям стали толще. Зрительные бугры отличаются очень внушительными размерами и по сравнению с другими частями головного мозга являются относительно крупнее, чем у взрослой птицы. Передняя мозговая коммиссура также завершает свое развитие.

У глаз наблюдается теперь сильное сужение щели век; а именно, округлая складка превратилась в ясно обособленные верхнее и нижнее глазные веки, которые уже не являются прозрачными. В самом глазу хрусталик стал уже не таким выпуклым, как прежде. Это обстоятельство ведет к образованию передней глазной камеры. Радужная оболочка начинает окрашиваться, притом исходя от внутреннего края. Сетчатка постепенно становится тоньше. Складка сетчатки далеко внедряется в стекловидное тело и, начиная с места вхождения зрительного нерва, прорастается вновь возникающим гребнем, который, образуя складки, глубоко вбуравливается в стекловидное тело. Пока я не мог обнаружить непрерывную связь гребня с сосудистой оболочкой. q Глаз.

В ухе наблюдается ясно выраженная барабанная перепонка. Она залегает очень косо. Слуховая труба лежит в борозде клиновидной кости, но все еще не окружена целиком ее массой. r. Ухо.

§ 12

Четырнадцатый — шестнадцатый дни

a. Хорион.

Желточный мешок продолжает все более спадаться и неравномерно перетягиваться стволами пупочных сосудов. Мочевой мешок окружает все яйцо и, ввиду отсутствия серозной оболочки, прикрепляется непосредственно к скорлуповой оболочке, однако так, что обе они при снимании всегда легко отделяются друг от друга. На заостренном конце яйца в тех случаях, когда белок очень плотно пристает к скорлуповой оболочке, края мочевого мешка, повидимому, перерезают его, поскольку иногда можно найти небольшое количество белка на заостренном конце яйца вне мочевого мешка, остальную же часть внутри последнего. Первоначальный облик мочевого мешка вследствие срастания его с самим собой становится совершенно неузнаваемым. Он представляет собой, повидимому, непрерывную оболочку и с этого момента может называться «хорионом».

b. Форма и положение эмбриона.

Положение эмбриона еще менее определенно, чем незадолго перед этим. Впрочем, я постоянно находил, что голова его повернута к груди, хотя еще и не всегда под правым крылом. Тесное пространство внутри яйца не дает более возможности эмбриону оставаться в поперечной оси яйца, так что теперь при продолжающемся росте он все определеннее перемещается своей наибольшей длиной в продольную ось яйца. С этим, несомненно, связано бесконечное разнообразие как формы желточного мешка, так и положения пупочных сосудов, вследствие чего и первоначальная форма хориона становится еще более неузнаваемой. Цыпленок, вынутый в это время из яйца, начинает жадно захватывать воздух.

Сначала все большее количество кишечных петель выступает из кожного пупка, который при этом расширяется; вслед за тем они снова начинают несколько втягиваться обратно. Телесный пупок очень близко подходит к кожному пупку.

Перьевые сумки с содержащимися внутри их перьями удлиняются и на шестнадцатый день достигают длины восьми линий, не раскрываясь при этом, в результате чего цыпленок кажется невооруженному глазу определенно покрытым волосами. Роговые пластинки на ногах и на клюве становятся плотнее и сильнее окрашенными. Когти заостряются.

с. Сердце.

У сердца места впадения левой передней полой вены и задней полой вены значительно расходятся. Клапан между ними становится неясным или же переходит в евстахиев клапан; однако кровяной ток из левой передней полой вены отграничивается от яйцевидного отверстия мускулистым валиком. При наблюдении снаружи кажется, что правая передняя полая вена и задняя полая вена имеют общее устье. Однако внутри уже намечено разграничение. А именно, к месту впадения задней полой вены прикреплено два клапана, значение и положение которых теперь выступает яснее. Один из них следует от устья задней полой вены к просвету перегородки и далее, проходя через последний. Это клапан яйцевидного отверстия. Другой отходит от противолежащей стенки вены, доходит одним своим концом до впадения левой передней вены и разъединяет таким образом оба тока крови; другим концом он достигает места, где правая передняя полая вена сталкивается с задней полой веной. Это евстахиев клапан, что яснее обнаруживается позже. Таким образом, кровь направляется теперь из передней половины тела главным образом в левое предсердие, кровь же из задней полой вены в правое.

d. Артериальные стволы.

Передние артериальные стволы все более отделяются от корня нисходящей аорты, и часто на шестнадцатый день я уже не находил соединительного канала. Легочные артерии дают к легким гораздо более крупные ветви, чем раньше, причем их переход в заднюю артерию становится заметно слабее.

e. Дыхательный аппарат.

О каких-либо значительных изменениях в легких мне нечего сказать. Развитие мешков на заднем крае легких было прослежено далее Ратке, нашедшим, что они удлиняются

внутри полости тела по направленяю к различным органам и при этом проталкивают перед собой брюшину. Согласно этим (сообщенным по рукописи) наблюдениям, из заднего мешка, который в предыдущий период глубоко вдавался в полость тела, образуется большой брюшной воздушный мешок, а из обоих самых передних — сердечные воздушные мешки (Bulla cordis anterior et posterior).

На расширившейся воздушной трубке можно уже различить также все части нижней гортани и в их окончательной форме. На верхней гортани обособившиеся уже ранее хрящи также получают окончательную форму. Полоска на щитовидном хряще приподнялась, и можно различать уже отдельные мышцы. Голосовая щель, повидимому, очень плотно ими замыкается, так как к этому времени внутри дыхательной трубки находится воздух, а не жидкость. как в пищеварительном аппарате.

f. Мочевой и половой аппарат.

Почки становятся массивнее и получают менее расчлененный вид. Надпочечники выступают более резко. Стебелек мочевого мешка расширяется вблизи клоаки.

В половом аппарате все определеннее сказываются половые различия. Форма семенников приближается к бобовидной, и в них появляются, согласно Ратке, семенные канальцы. Яичники же остаются плоскими. Из них правый дальше не развивается, а левый спереди расширяется. Правое вольфово тело у женского пола также останавливается в развитии, тогда как левое, повидимому, еще несколько растет. У самца вольфовы тела крупнее. Нить вольфова тела у самки еще сохраняется. Наиболее же бросающиеся в глаза половые отличия касаются выводящего канала. У мужского пола передние концы утрачиваются, задняя же часть становится длиннее и у́же, а также несколько изогнутой и уже совсем приобретает характер семепровода. У самки правый выводящий проток сморщивается в короткую и тонкую нить, идущую в клоаку, но далеко не достигающую вольфова тела, левый же сохраняет всю свою длину и утолщается. Его передний конец растягивается в во-

ронку, а задний расширяется. Одновременно этот проток, являющийся теперь несомненным яйцеводом, отодвигается от вольфова тела кнаружи.

В отношении головного мозга я только замечу, что мозжечок сильнее возвышается и кпереди глубже вклинивается между пузырями четверохолмия. Последние при этом сдвигаются постепенно книзу, и мозговая железа становится более приподнятой, так что соединение ее с областью третьей мозговой полости утончается. Число бороздок на мозжечке значительно увеличивается. **g. Головной мозг.**

Верхнее и нижнее веки доходят друг до друга и более или менее прикрывают глазную щель, однако не срастаясь. Передняя камера формируется далее в результате уменьшения выпуклости хрусталика и усиления выпуклости роговой оболочки, а так как одновременно вырастает и радужная оболочка, то отграничивается и задняя глазная камера, однако не обособляясь полностью, поскольку нет зрачковой мембраны. **h. Глаз.**

Уже в начале этого периода происходит окостенение внутреннего уха. Носовые раковины вытягиваются в длину. Чешуйки у носового входа, которые характеризуют семейство куриных, ясно выражены. **i. Ухо и нос.**

§ 13

Семнадцатый — девятнадцатый дни

Желточный мешок все более утрачивает свое содержимое и смыкается поэтому в несколько мешковидных участков, образующихся вследствие глубоких перешнуровок. Часто в это время наблюдается только одна глубокая перетяжка, что придает желточному мешку двулопастной вид. К концу развития в яйце желточный мешок всегда казался мне темнее, чем раньше, вероятно вследствие утраты жидких частей. Мочевой осадок сильно умножается в хорионе, который уже больше ни в каком

случае не развивается. Белок постепенно полностью исчезает. Жидкость амниона также убывает.

Положение цыпленка меняется, однако он лежит всегда съежившись, так что всем своим телом он почти повторяет форму яйца, притом продольная ось свернувшегося цыпленка постоянно направлена по продольной оси яйца. Для поперечного положения недостает уже пространства. Обычно передний конец цыпленка бывает направлен к воздушной камере. Уже раньше голова была загнута на грудь. Но в предшествующий период этот изгиб был простым и за ним кончик клюва был обращен назад. Теперь же постепенно наступает двойное изгибание, ведущее к тому, что шея остается загнутой назад, конец же головы снова загибается наперед. Голова покоится обычно под правым крылом и направляет постепенно кончик клюва кпереди. В результате такого положения кончик клюва приходится близ той части яйцевых оболочек, которая ограничивает воздушную камеру.

Когда в предыдущий период из пупка выступало все большее количество кишечных петель, последний сильно расширился. Одновременно, как мне кажется, брюшина разрастается по направлению к кожному пупку, в то время как телесный пупок приближается к кожному пупку. Дело в том, что серозный листок зародышевого диска становится толще и получает сложную организацию. Это более высокое развитие совершается, повидимому, исходя от пупка и обнаруживает непосредственное удлинение того листка брюшины, который прилегает к брюшным стенкам. Эта более высокая организация в данный период захватывает более широкую область, и одновременно серозный листок отделяется полностью от сосудистого и слизистого листков. А так как в настоящее время выпавшая кишка вбирается обратно в брюшную полость, то за ней следует и желток, окруженный сосудистым и слизистым мешками. Желточный проток при этом расширяется. На девятнадцатый день вхождение желтка только еще началось, поэтому позже мы еще раз вернемся к этому процессу.

Перья в общем сохраняют свои сумки в течение всего этого времени, хотя они и достигают длины почти одного дюйма.

Правое предсердие кажется теперь крупнее левого. Яйцевидное отверстие сердца и устье задней полой вены все далее расходятся друг от друга. Сильно развившийся евстахиев клапан разъединяет теперь совершенно явственно также и устья задней полой вены и правой передней полой вены. Он растягивается до границы между передней левой и задней полыми венами. Наличие его позволяет крови обеих передних полых вен входить только в правое предсердие; с другой стороны, этот клапан направляет кровь из задней полой вены через яйцевидное отверстие в левое предсердие, хотя, поскольку этот клапан не доходит до нижней стенки предсердия, мимо него будет протекать столько крови, сколько может вобрать в себя правая камера, кроме непосредственного притока из обеих передних полых вен.

Евстахиев клапан является продолжением правой стенки полой вены. Кроме того, обычно виден еще один небольшой клапан в качестве продолжения левой стенки. Клапан яйцевидного отверстия я находил необычайно изменчивым; иногда он казался совершенно отсутствующим, в других же случаях он прикреплялся ко всей окружности яйцевидного отверстия и вдавался в виде короткой трубки в левое предсердие; поэтому я и не могу ничего сказать о нормальных отношениях в это время. Кроме того, у меня не было достаточной возможности исследовать его в свежем состоянии.

Соединительные каналы между передними артериями и корнями аорты, как правило, исчезают. Впрочем, иногда я наблюдал один из таких каналов еще на девятнадцатый день. Легочные артерии сильно ветвятся в легких, и переходы их в аорту несут не только роль соединительных каналов. Поскольку левый корень состоит только из этого канала, то он является значительно более тонким, чем правый.

Та перегородка под легкими, которая по своему положению замещает грудобрюшную преграду, получила теперь

полное свое развитие и отличается относительной плотностью.

Печень имеет желтый цвет. Слизистые ямки в слепых кишках выступают очень ясно.

§ 14

Двадцатый и двадцать первый дни

В последние два дня начинается уже вылупление. Но мы коснемся еще в общих чертах подготовительных явлений. Из амниона исчезла постепенно почти вся влага, так же как и из пространства между наружной и внутренней половинами хориона, где в большом количестве накопился мочевой осадок. Зародыш занимает, за исключением воздушной камеры, почти всю полость яйца, так как желточный мешок также вошел в тело зародыша. Это вхождение начинается приблизительно с наступлением девятнадцатого дня, причем желточный мешок следует за кишкой, будучи окружен только своей ближайшей к нему оболочкой. Но пупок недостаточно широк, чтобы пропустить желточный мешок во всем его поперечнике. Поэтому сперва входит та часть, которая находится ближе всего к все более расширяющемуся желточному протоку и которая при этом суживается. Но как только часть желточного мешка пройдет этим путем через пупок, она снова расширяется в брюшной полости, в результате чего желточный мешок оказывается состоящим из двух половин: внутренней и наружной, соединенных суженным участком, лежащим в пупке. Но через последний продолжает проходить все большая часть наружной половины, так что выступающая в брюшной полости часть продвигается все дальше, пока, наконец, не проскользнет в брюшную полость весь мешок. Вошедшая в брюшную полость часть не сохраняет здесь своей сферической формы, но внедряется во все пустые пространства брюшной полости и получает свою форму соответственно тем промежут-

кам, которые остаются между лежащими здесь другими частями. Но затем оболочка желтка, повидимому, снова стягивается, и в момент вылупления, а еще чаще вскоре после него, желток приобретает самостоятельную почти шарообразную форму, но только с выемками, обусловленными сосудами.

После того как желток полностью вошел в брюшную полость, пупок быстро суживается и начинает зарубцовываться, причем наружная оболочка желточного мешка остается наподобие грыжного мешка и отшнуровывается.

Вследствие вхождения объемистого желточного мешка форма тела сильно изменяется. Конец тела образуется сильно выпяченным пупком, причем порошица сдвигается кверху. Лишь под самый конец пупок получает свой окончательный вид, именно после сближения и срастания того, что мы называли кожным и телесным пупками.

Коммуницирующая ветвь из правой легочной артерии в задний артериальный ствол и левый корень последнего из левой легочной артерии сильно сузились и образуют два боталловых протока, из коих правый значительно короче левого.

§ 15

О вылуплении цыпленка

При обычном положении цыпленка, при котором его передний конец соприкасается с воздушной камерой, шея отогнута назад, голова располагается под правым крылом с кончиком клюва, обращенным наперед, этот кончик находится очень близко у той части хориона, которая ограничивает воздушную камеру. Малейшая попытка вывести голову из этого положения прорывает хорион, и кончик клюва проникает в воздушную камеру. Теперь цыпленок, не изменяя, впрочем, своего положения, может втянуть в себя небольшое количество воздуха и вместе с тем издать звук. Иногда я слышал писк цыпленка в скорлупе еще за два дня до вылупления и при отсутствии

какой-либо трещины в яйце. При этом цыпленок остается долгое время в своем положении, как я мог убедиться в том при вскрытии ряда яиц. Кровообращение в пупочных сосудах продолжается. С началом дыхания оно также продолжается, в чем можно убедиться по движению грудной клетки и всего цыпленка. Однако как легкие, так и воздушные мешки в этом положении не могут растянуться должным образом.

Поскольку голова цыпленка лежит на одном боку и не может лежать посередине хотя бы уже из-за наличия высокого гребня на грудинной кости, то и то место, где прорывается хорион, находится не в середине воздушной камеры, но ближе к краю и тем самым и к скорлупе. Усиленные движения подводят таким образом кончик клюва к скорлупе. Проделанное отверстие часто лежит совсем у края воздушной камеры, и уже первое движение наталкивает на скорлупу. Если напор был достаточно сильным, то последняя получает трещины. Но обычно одновременно откалывается и кусочек скорлупы без разрыва скорлуповой оболочки. Вероятно нередко кончик клюва, если он не сразу достиг воздушной камеры, а сначала расколол скорлупу вне края последней, проникает в воздушную камеру лишь потом, предоставляя имеющийся здесь запас воздуха цыпленку; дело в том, что после отскакивания первого кусочка скорлупы проходят иногда сутки, прежде чем отверстие не будет заметно увеличено. Если же голова лежит обращенной к заостренному концу яйца, то отверстие расширяется быстрее, и скорлуповая оболочка прободается. При последнем положении цыпленка я никогда не слышал предварительного писка.

Как скоро цыпленок расширил отверстие в яйце настолько, что он не только получает свободный доступ воздуха, но может также несколько вытянуть шею, то он остается некоторое время в таком положении, причем свободно и глубоко дышит. До этого свободного дыхания сосуды хориона представлялись мне сильно наполненными кровью, и вся оболочка отнюдь не

отмершею. Но как только начинается беспрепятственное дыхание, хорион утрачивает свою кровь и отмирает. Он отделяется тогда от пупка, и цыпленок покидает яйцо.

§ 16

Общий характер третьего периода

Явления третьего периода показывают нам господство эмбриона, которое он приобретает над другими частями яйца. Если первоначально эмбрион представлял собой лишь часть зародышевого диска, то теперь зародышевый диск становится частью эмбриона. Если во время второго периода он отшнуровывался от остальных частей яйца и окружался оболочками, то теперь он постепенно вбирает их в себя. Желток вместе со всем зародышевым диском переходит непосредственно в тело эмбриона. Тем же путем, но не непосредственно воспринимается белок. Так же утрачивается и жидкость амниона. Только те части, которые выступили из эмбриона, именно мочевой мешок и кожу, представляющую собой, повидимому, продолжение брюшины, он уже не принимает обратно. Господство, которое эмбрион постепенно приобретает над остальными частями яйца, представляет собой, очевидно, более высокую ступень обособления, а жизнь вне яйца, наконец, наивысшую, когда животное использует для своего самообразования уже не части яйца, а внешнюю среду.

В конце описания второго периода мы отметили, что во время его полностью обрисовывается характер позвоночного животного, причем анимальная часть формируется по удвоенному типу ряда членистых животных, а пластическая — по типу моллюсков, и что с развитием мочевого мешка эмбрион вступает в ряды тех позвоночных, которые развиваются не в воде.

Но только в продолжение третьего периода цыпленок становится птицей в результате своеобразного развития дыхатель-

ных органов; с внешней же стороны принадлежность к этому классу животных распознается благодаря образованию клюва и принятию передней конечностью формы крыла. Вскоре развиваются и перьевые сумки. Однако сперва перед нами птица вообще, а не птица из семейства куриных. Лишь постепенно выясняется, что из эмбриона развивается наземная птица, поскольку плавательная перепонка становится неразличимой, а потом проявляется и принадлежность к семейству куриных; это проявляется в развитии головы, отграничении железистого желудка от мускульного желудка, в тупых когтях на ногах и в чешуе над носовым отверстием. К концу выступает родовой характер благодаря наличию гребня на лбу, своеобразной форме клюва и т. д. Наконец вырабатывается и индивидуальность, которая завершается лишь с полнотой жизни вне яйца. так как ясно, что только что выклюнувшиеся цыплята значительно более сходны друг с другом, чем взрослые куры.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

СХОЛИИ И КОРОЛЛЯРИИ

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ЦЫПЛЕНКА В ЯЙЦЕ



СХОЛИЙ I



О ДОСТОВЕРНОСТИ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА РАЗВИТИЕМ ЭМБРИОНОВ

Первый вопрос, с которым мы встречаемся, наблюдая развитие какой-либо животной формы, если мы хотим уяснить себе сущность этого процесса, будет следующий: в какой степени эти наблюдения над эмбрионами являются вобще достоверными? Острота зрения и разрешающая способность микроскопа имеют при всяком исследовании свои границы, так дело обстоит и при изучении эмбрионов. Поскольку микроскоп перед оплодотворением и непосредственно после него не открывает нам никакого зародыша, каким образом мы можем убедиться, что там его действительно нет? Прежде такое возражение во многих случаях имело значение даже в глазах самих наблюдателей микроскопических объектов, в настоящее же время его приходится слышать, главным образом, от непосвященных, притом довольно часто и в настойчивой форме. В самом деле, трудно поверить в действительность таких отрицательных данных, поскольку известно, что натуралист не в состоянии с точностью и полнотой уяснить себе строение многих объектов, которые хорошо видимы даже невооруженным глазом. Каждый видит клеща, однако редко удается с точностью разобраться в его ротовых частях, тем более изучить его внутреннее строение. Без сомнения, у него имеется а. Сомнения.

нервная система, однако ни одному естествоиспытателю не удалось еще изобразить последнюю. Эти явные доказательства ограниченности наших средств исследования вполне оправдывают сомнение: «Может быть эмбрион со всеми его частями имеется налицо, но он обладает таким тонким строением, что недоступен нашему ножу и микроскопу?».

Поэтому мне кажется нелишним рассмотреть этот вопрос поближе, и я надеюсь, что освещение его прежде всего установит, что доступно наблюдению и что ему недоступно, а затем послужит и к уяснению свойств самого эмбриона.

b. Зародыш построен не тонко,

Итак, существует опасение, что малая величина эмбриона и тонкость его строения делают его — в целом или в отдельных его частях — недоступным нашему глазу. Однако я решаюсь утверждать, что чем моложе эмбрион, тем менее тонко* он построен. Если мы сравним строение ткани какой-нибудь части тела взрослой курицы и цыпленка, который еще находится в яйце, то мы всегда найдем, что ткани тела взрослого животного построены более тонко, а молодого животного — более грубо. Возьмем для примера мускульную ткань, так как здесь это отношение бросается в глаза.

как в своих тканевых элементах,

Мускул взрослой курицы под микроскопом состоит из пучков, а последние из нитей, в которых можно при надлежащем старании различить еще очень тонкие волокна, для рассмотрения которых потребно сильное увеличение. Чем моложе курица, тем менее тонки эти элементарные мышечные волокна. У эмбриона же в половине насиживания мышечные волокна на поперечном разрезе еще значительнее, хотя они нелегко отделяются друг от друга и с трудом различаются в микроскоп. Эта трудность зависит не от их тонкости, так как их можно различить уже с одной хорошей линзой, но от их мягкости

* Я сознательно избегаю выражения «нежное строение», так как его можно понять и как тонкое строение, и как мягкое строение. Само собой разумеется, что зародыш нежен.

и неопределенности их формы. Мускульные волокна при своем образовании имеют вид как бы рядов бесформенных комочков значительной величины.

То, что здесь сказано о мускулах, относится и ко всем остальным частям тела. Отдельные органические элементы, из которых они состоят, будь это волокна, шарики или пластинки, тем тоньше устроены, чем более развилось животное. Так, волокна головного и спинного мозга, как скоро они становятся различимыми, как бы нарисованы грубым карандашом, причем видимы только более крупные тяжи, в которых подчиненные им волокна образуются лишь позднее. В более же раннем возрасте в мозгу не заметно никакой волокнистости. В общем, в первые дни существования эмбриона у него не заметно никакого строения, если не считать за таковое почти прозрачные и не резко отграниченные зернышки, которые видимы в светлых местах. В других же местах видимы более темные зернышки, связанные или облеченные бесформенным прозрачным веществом. Эти зернышки, которые в свою очередь состоят из подчиненных зернышек, так велики по сравнению с частями, которые они составляют, что можно сказать, что эмбрион в раннем возрасте напоминает картину, сложенную из мозаичных камешков. В первый день спинная струна состоит почти из одного только ряда таких шариков, которые можно с достаточной точностью сосчитать. Если где-нибудь два таких шарика лежат рядом друг с другом, то эта часть кажется бесформенной.

Сказанное о тканях относится и к наружной форме. Все части тем грубее и бесформеннее, чем они моложе. Наиболее бросающийся в глаза пример представляют конечности, но это относится и к остальным частям. У эмбриона курицы, начиная от двух суток, я различаю только одну часть, которая тоньше волоса, а именно спинную струну. Но волос вполне различим простым глазом, а при помощи микроскопа легко может быть увеличен до размеров прутика.

так и в своих внешних формах.

c. Малые размеры не мешают, таким образом, наблюдать ни отдельные части.

Так как спинная струна является наиболее тонкой частью, которую можно обнаружить, то нет никакого вероятия, что у эмбриона имеются части, которые благодаря их тонкости не различимы при помощи микроскопа. В общем, эмбрион имеет тем меньше мелких частей, чем он моложе. Все части эмбриона ко времени их образования можно назвать значительными в отношении к размерам самого эмбриона, во всяком случае они не представляются тонкими и нежными. Кишечник бывает вначале не более $\frac{1}{4}$ ширины брюшной полости. Те части, которые образуются путем выпячивания из общего органа, имеют во всяком случае очень широкое основание, хотя они должны постепенно делаться все больше по отношению к эмбриону, что наиболее отчетливо видно на примере аллантоиса. Примером служат конечности, а также все выпячивания кишечника. Печеночные протоки при образовании представляются колоссальными по сравнению с их позднейшим состоянием. Мочевой мешок и легкие при возникновении имеют широкое сообщение с кишечником, ибо они тем больше являются модификацией кишечника, чем они моложе.

ни весь эмбрион.

Тем менее вероятно, что весь эмбрион цыпленка может укрыться от наблюдения благодаря своей мелкости. Когда он впервые становится заметным, он имеет уже в длину более одной линии, поэтому можно с полной уверенностью утверждать, что при начале насиживания эмбриона не существует, так как уже при среднем увеличении в плодовом поле можно различить отдельные шарики, которых эмбрион при его появлении содержит много сотен. Величина этих шариков, которые кажутся светлыми или темными и имеются во всех организованных частях, делает безусловно невозможным существование эмбриона в предобразованном виде во второй и третьей генерации. [42]

d. Трудность исследования зародыша зависит от неопределен-

Имеются, однако, и другие препятствия, которые ставят пределы исследованию и заключаются в отсутствии определенной формы и структуры. Первоначальная однородность всех

частей ведет к тому, что мы впервые различаем их лишь тогда, когда дифференциация достигла определенной степени. Это особенно заметно при разделении первого зародыша на лежащие друг на друге листки и отдельных органов — на составляющие их элементы. Так, например, нервные волокна, несомненно, имеются налицо много раньше, чем мы их различаем, и не вследствие их тонкости, но вследствие их нежности, прозрачности и связи с окружающей их массой. Предположим, что нервы уже обособились, но они имеют $\frac{1}{100}$ линии в диаметре, мягки и прозрачны; спрашивается, какими средствами мы можем отличить их от окружающей массы брюшных пластинок? Если бы они были темного цвета, то при такой толщине их можно было бы различить уже при помощи одной сильной линзы; если бы они были плотного строения, то, несмотря на прозрачность, их можно было бы сделать видимыми и показать ясно путем расщипывания, как можно показать волокна разорванной бумаги. По счастью, грубая структура, которую показывает эмбрион на ранней стадии во всех легко различимых частях, позволяет с достоверностью заключить, что нервы уже при первом их обособлении имеют весьма значительную толщину, но только несомненно, что мы не можем их наблюдать при их образовании. Вообще мы можем заметить всякое усложнение во внутренних частях лишь тогда, когда оно в течение некоторого времени уже продвинулось вперед. Однако каждое изменение в наружном облике как целого эмбриона, так и его отдельных частей можно заметить сразу, так как незначительная величина объекта не служит здесь препятствием.

ности форм и слабой консистенции.

Из указанного следует, что при изучении эмбрионов, по крайней мере у высших животных, почти никогда не встречается надобности в очень сильном увеличении. Последнее сглаживает незначительные различия в текстуре и слишком ослабляет тени, по которым во многих случаях только и можно судить о положении и виде внутренних частей. Гораздо важ-

е. Выводы относительно методов исследования.

нее сильного увеличения возможность точно отличать различные тени, которые часто покрывают друг друга, и поворачивать эмбрион во все стороны, а также распластывать его при слабом увеличении. Мои исследования пошли несравненно быстрее после того, как я начал применять при наблюдениях линзу с фокусным расстоянием около пяти линий, под которой я мог работать обеими руками, поместив эмбрион в часовое стекло с водой. При этом я пользовался карманным микроскопом, изготовленным Адамсом в Лондоне, причем этот прибор можно было применять и как простой микроскоп с 1—3 линзами, так, по желанию, и как сложный микроскоп. Иногда я присоединял к нему одну или две линзы, изредка применял тубус сложного микроскопа и лишь очень редко прибегал к более сильному микроскопу и то в большинстве случаев без желаемых результатов.

СХОЛИЙ II



ОБРАЗОВАНИЕ ОСОБИ В ОТНОШЕНИИ К ЕЕ ОКРУЖЕНИЮ

а. Сущность животного господствует над процессом его образования.

Предыдущие наши замечания относительно первоначальной формы и грубых черт строения тела эмбриона могут нам помочь уяснить сущность развития. Действительно, само по себе ясно, что хотя каждый новый шаг в развитии делается возможным лишь благодаря предшествовавшему состоянию, тем не менее все развитие направляется господствующей сущностью животного, и каждое предшествующее состояние не является единственно и абсолютно обусловливающим будущее. Поэтому небезинтересно доказать это обстоятельство путем наблюдения. Я уверен, что такое доказательство может быть дано.

Если мы пожелаем вполне точно изобразить на таблице некоторое количество взрослых кур со всеми их внешними и внутренними особенностями, то мы заметим некоторые различия между ними, однако лишь незначительные, которые оказывают лишь малое влияние на их жизненные отношения, например более длинная или короткая шея, более сильные или более слабые ноги и т п. У эмбрионов мы бы заметили, что чем они моложе, тем больше между ними различий и тем эти различия значительнее в связи с меньшим развитием эмбрионов. Это очень характерно для ранней стадии развития,

и все наблюдатели обращали на это внимание. Если мы нарисуем эмбрионы рядом друг с другом на таблице в том возрасте, когда замыкается спина, увеличив их до размеров взрослой формы, то мы заметим между ними весьма большие различия — совершенно независимо от того, быстро или медленно идет общее развитие. Можно подумать, что эти эмбрионы не могут дать при образовании одну и ту же форму. У одних отношение головы к туловищу значительно больше, чем у других, одни зародыши, за исключением спинной струны и места закладки позвоночника, прозрачны, как стекло, тогда как другие гораздо темнее. Одни сильнее изогнуты или более выдаются из зародышевой оболочки, чем другие. У некоторых спинная струна не доходит до конца тела, у иных брюшные пластинки различимы уже на всем протяжении. Еще значительнее будет различие, если мы оглянемся назад. * Я уже в рассказе об истории развития цыпленка (§ 1) отметил, как различны при своем образовании первичные полоски. Процесс развития в это время стоит на такой низкой стадии, что можно различить только шарики и возвышения, но тем сильнее выступают различия. Едва можно представить себе, как такие несходные образования все же приводят к одному и тому же результату и каким образом, наряду с нормальными цыплятами, не получаются многочисленные уроды. Однако число ненормально развитых особей среди более взрослых эмбрионов и среди взрослых кур весьма незначительно. Отсюда можно заключить, что эти различия сглаживаются и каждое отклонение, насколько возможно, приводится к норме. Таким образом, не каждая стадия как таковая со всеми своими особенностями определяет будущие стадии развития, но здесь господствуют более общие и высшие отношения. Мне представляется поэтому, что естество-

* В работе о развитии цыпленка в яйце я указал (§ 1), что мне случалось видеть спинные пластинки без спинной струны. В настоящее время я наблюдал спинную струну в первичной полоске, где не было еще и следа спинных пластинок.

знание, которое так охотно обвиняют в том, что оно питает и поддерживает материалистические воззрения, может, исходя из наблюдений, опровергнуть строго-материалистическое учение и привести доказательство, что не материя, но с у щ н о с т ь (идея, по взгляду новой школы) возникающей животной формы управляет развитием плода.[43]

b. Главнейший результат развития — растущая самостоятельность эмбриона

В силу указанного важнейшим результатом развития, если посмотреть на него в целом, является у в е л и ч и в а ю щ а я с я с а м о с т о я т е л ь н о с т ь развивающегося животного. Мы уже обозначили особыми названиями различные стадии развития цыпленка, поэтому достаточно будет обозреть их в последовательном порядке, чтобы представить процесс более наглядно.[44]

Вначале эмбрион представляет собою только р а з р а с т а н и е зародыша, следовательно, часть последнего, притом часть без определенной границы; позднее мы наблюдаем о т г р а н и ч е н и е эмбриона от остального зародыша или зародышевой оболочки, но он еще находится по отношению к ней в весьма подчиненном положении, получая от нее свою кровь для питания. Обе части образуют одно объединенное целое. Впрочем, как только эмбрион определит свою границу, он начинает сам по себе делиться еще дальше. Часть зародыша превращается в тело (спинные, брюшные, брыжеечные и кишечные пластинки) путем о т ш н у р о в ы в а н и я от остальных частей зародыша. Другая часть зародыша окружает эмбрион (амнион). То, что прежде было частью, стремится стать самостоятельным, но еще нуждается в зародышевой оболочке и не перестает представлять с нею одно целое. Наконец господство эмбриона над зародышевой оболочкой становится преобладающим, и он включает ее вместе с желтком в себя как свою составную часть.

Таким образом, с самого начала зародышевая оболочка и эмбрион представляют одно целое, которое у птиц никогда не отделяется, за исключением части серозного листка. Но остальные части яйца при вылуплении цыпленка отбрасываются как

бесполезные. Поскольку эмбрион не может их воспринять в себя, он обособляется от них и показывает этим последнюю степень своей растущей самостоятельности. Теперь он уже находится в общении со всей природой, которая прежде влияла на него только через посредство яйца.

В тех случаях, когда эмбрион с самого начала очень велик, желточный мешок так рано становится его составной частью, что эмбрион для проявления своей самостоятельности не нуждается ни в каком отшнуровывании. Так, именно, дело обстоит у лягушки. В незначительной степени отшнуровывание, за которым вскоре следует преобладание, наблюдается у костистых рыб. У млекопитающих дело обстоит иначе. У эмбриона млекопитающего, несущего в себе задатки к высшему развитию, отшнуровывание и обрастание оболочками происходит быстрее, чем у цыпленка. Оно и идет еще дальше. Здесь имеется налицо не только верхний листок зародышевой оболочки, который образует амнион, но и нижний листок, который у цыпленка при образовании головного покрова делает, можно сказать, лишь намек на обрастание головы и вскоре исчезает. В яйце собаки я наблюдал складку зародышевой оболочки со всеми листками, которая простиралась через голову до середины спины наподобие капюшона, так что передняя часть эмбриона действительно лежала в мешке, хотя и не свободно. Отшнуровывание, как и обрастание оболочкой, также идет быстро и заходит дальше. Оно ведет к образованию шнура (пуповины), на котором эмбрион как бы подтягивает зародышевую оболочку. Замечательно, что у человеческого эмбриона пуповина гораздо длиннее, чем у других млекопитающих. Едва ли можно объяснить, какое это имеет значение, и мы видим в этом лишь выражение отношений более высокого порядка, а именно, раннее проявление самостоятельности эмбриона. Продолжительное и далеко идущее отшнуровывание у млекопитающих является также причиной, почему эмбрион, достигнув известной степени самостоятельности, не может

более воспринять в себя далеко отделившийся от него желточный мешок.

с. Начало самостоятельности кладется актом оплодотворения

Пример млекопитающего, у которого желточный мешок не входит в состав тела, не должен воспрепятствовать нам рассматривать эмбрион и зародышевую оболочку как одно целое, а на зародыша смотреть как на еще несформированное животное. За это говорит то обстоятельство, что зародыш с момента развития плотно прилегает своими краями к желточной оболочке, так что последнюю можно рассматривать как верхнюю оболочку зародыша и одновременно — эмбриона, так что уже теперь становится ясным, как образующееся животное охватит желточную массу. Так как в дальнейшем зародыш обособляется от зародышевого слоя, а последний в свою очередь — от желтка, то самый желточный шар до оплодотворения является не чем иным, как самой низшей формой животного, но такой первоначальной формой, когда животное еще не имеет никакой самостоятельности, но является лишь частью материнского тела. Возникновение высших раздельнополых животных состоит на самом деле из двух моментов. Сперва появляется возможность возникновения нового животного путем непосредственного роста материнского тела. Но оно остается лишь частью (материнского тела). Благодаря оплодотворению из части получается целое, сходное по своей сущности с произведшими его родителями, организацию которых эмбрион при потребных обстоятельствах и воспроизводит. У низших животных не существует разделения полов, и каждый индивидуум полностью воплощает идею данной животной формы, для размножения достаточно лишь зрелости.[45] Здесь воспроизведение есть лишь продление роста за пределы индивидуума, и размножение есть не что иное как дальнейший рост за пределы самого себя. У таких же животных, которые являются двуполыми или раздельнополыми, рост порождает в их половом аппарате появление нового зародыша как части данного организма, а влияние другого пола снимает господство первого пола.

КОРОЛЛЯРИЙ О СПАРИВАНИИ

При спаривании или при взаимном влиянии обоих полов, повидимому, следует различать двойной акт — совокупление и оплодотворение, а также двойное воздействие.[16] Первое состоит в том, чтобы освободить плод от господства женского яичника, второе — в том, чтобы придать плоду индивидуальную жизнь. В первом случае влияние мужского пола сводится только к тому, чтобы возбудить женский половой аппарат к более энергичной выделительной деятельности. Консервативному женскому складу придаются мужские отделяющие свойства. По этой причине выделение яиц из яичника может происходить иногда и без спаривания, если влияние самца осуществляется другими способами. Но это бывает тем реже, чем на более высокой ступени жизненного развития находится данная животная форма. Повидимому, граафовы пузырьки у млекопитающих не вскрываются без спаривания или аналогичного раздражения женского полового аппарата. Чаще это бывает у птиц, и, как правило, — у сельскохозяйственных пород, например у домашних кур; однако и здесь выхождение яиц бывает лишь при переполнении яичника. У лягушек яйца выделяются до оплодотворения, но я часто наблюдал, что они не появляются в течение многих недель или в иных случаях даже вовсе не выделяются, если содержать самку в отдельности. Повидимому, откладка яиц у лягушки вызывается актом охватывания ее самцом, что не только обусловливает, но и очень ускоряет процесс, и такое охватывание и есть на самом деле спаривание. *

---

* На самок рыб близость самцов влияет, повидимому, без непосредственного соприкосновения, и было бы нелишним поставить точные наблюдения, мечут ли отдельно содержимые самки икру так же рано, как и другие. Я предполагаю, что такое влияние действительно существует, так как я наблюдал, что самки лягушек, содержимые вместе с другими лягушками в большом жестяном баке, выметывали икру, хотя я не замечал, чтобы самцы их охватывали, так как я каждый вечер удалял спарив-

Ночные бабочки нередко откладывают яйца тотчас после вылупления из куколки, но преимущественно в тех случаях, если их наколоть на булавку или поместить в тесную коробку, или вообще причинить им неприятность. Из всего этого следует, что выделение яиц, без сомнения, зависит от женского полового аппарата, но последний, как правило, побуждается к этому влиянием другого пола, и что это влияние может быть замещено другими раздражающими моментами.

Что касается до второго действия спаривания — появления новой самостоятельной жизни, — то здесь влияние мужского пола путем оплодотворяющего вещества еще более необходимо, чем в первом случае. В общем, оно тем нужнее, чем выше развита жизнь и чем сильнее выражены половые различия. По крайней мере не имеется точных наблюдений, указывающих, что у позвоночных животных возможно появление потомства без оплодотворения. Наблюдения в этом смысле над размножением у саламандры не доказательны. Блюменбах[47] видел саламандру, которая, будучи содержима отдельно, через пять месяцев принесла потомство (Kleine Schriften, S. 136). Так как он не указывает времени года, то в данном случае нельзя говорить о размножении без предшествующего оплодотворения, чего Блюменбах и не делает. Вурфбайн (Salamandrologia, p. 83) сделал подобное же наблюдение: у самки после пятимесячной изоляции появилась в марте месяце зрелая молодь, но ее зачатие, повидимому, относится к предшествующему году.[48] Однако из яиц бабочек, только что вылупившихся из яйца, иногда развивается молодь; такое наблюдение подкреплено авторитетом Палласа. У листовых тлей очень часто наблюдается размножение без оплодотворения. Это является убедительным доказательством того, что при опло-

---

шиеся экземпляры, но тем не менее по утрам я иногда находил икру, которая в дальнейшем не развивалась. Аналогичное влияние пола на расстоянии наблюдается у пчел, — достаточно вспомнить, как влияет близость пчелиной матки на жизнь всего улья.

дотворении мужской пол не один играет роль и что роль женского пола не только страдательная. Скорее можно думать, что плод, связанный с женской половой системой, имеет женскую природу, представленную зародышевым пузырьком, и нуждается в воздействии мужского оплодотворяющего начала особи того же вида, чтобы воплотить идею животного и дать ему возможность к развитию. Тем более непонятно, каким образом яйца упомянутых выше бабочек или тлей развиваются без воздействия мужского начала, что оплодотворяющее вещество животных других видов не оказывает оплодотворяющего действия. Вероятно, упомянутые яйца имеют с самого начала не женскую, но обоеполую природу, что у тлей является естественным следствием времени года, а у бабочек представляет собою уклонение, к чему насекомые склонны уже потому, что зародышевый пузырек у них очень рано исчезает. Во всяком случае весьма желательны новые наблюдения об откладке яиц неоплодотворенными фаленами.

СХОЛИЙ III



ВНУТРЕННЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ОСОБИ

a. Из общего происходит частное в троякой форме.

После того как мы рассмотрели в предыдущем схолии растущую самостоятельность эмбриона как живой индивидуальности и изменения в его отношениях к окружающим частям, а также уяснили себе, как он вырастает из частей в одно целое, бросим теперь взгляд на тот путь, каким совершается его внутреннее преобразование.[49] Мы найдем здесь повторение того же самого явления. В самом деле, если посмотреть на ход образования, то прежде всего бросится в глаза, что здесь из гомогенного, общего постепенно возникает гетерогенное, частное. Этот закон развития не был прежде известен, между тем он существенен во всех отдельных моментах метаморфоза, и невозможно ближайшим образом судить о развитии, не выражаясь во всех случаях в смысле этого закона. Он настолько обнаруживается всюду из нашего изложения, что кажется излишним его здесь особо доказывать. Но будут неизлишними некоторые соображения о способе осуществления этого процесса. Эти соображения найдут себе место в дальнейшем. Можно вообще различать три формы дифференцировки.

b. Первичное обособление.

Путем обособления зародыш прежде всего разделяется на гетерогенные слои, которые при дальнейшем развитии делаются все более своеобразными, но уже при первом появлении обна-

руживают черты того строения, которое позднее для них характерно. Так, в зародыше птицы, как скоро он образуется в начале насиживания, различается более гладкая и непрерывная верхняя поверхность и более зернистая — нижняя. Затем зародышевая оболочка обособляется на два отдельные слоя, из которых нижний переходит в пластическую часть эмбриона, а верхний — в анимальную. Из них нижний слой образует два ясно видимые тесно связанные листка — слизистый листок и сосудистый листок. Верхний слой, по крайней мере у эмбриона, также делится на два слоя, а именно — на кожный слой и на части, которые я назвал собственно брюшными и спинными пластинками и которые заключают в недифференцированном виде костную, сосудистую и мышечную системы с принадлежащими сюда нервами.[50] Я называю этот слой мускульным слоем, чтобы пользоваться этим термином в дальнейшем.

Хотя расщепление в животном слое внутри зародышевой оболочки никогда не бывает полным, но, повидимому, наклонность к этому никогда вполне не отсутствует (ср. замечание к § 1 «Истории развития»). Хотя у цыпленка не так наглядно можно показать, что спинной мозг также по существу является таким обособившимся слоем, однако крайне тесное прилегание первого различимого зачатка спинного мозга ко внутренней поверхности спинных пластинок придает такому способу возникновения очень большую степень вероятности. К этому присоединяется еще то, что у лягушек внутренняя поверхность спинных пластинок при первом возникновении бывает темной, почти черной. Таким образом, здесь еще яснее наблюдается отслоение от черной зародышевой оболочки. Я полагаю, что жидкость в спинно-мозговом канале не остается без влияния на это образование. Она очень быстро исчезает в названном канале после того, как происходит первая закладка спинного мозга, и когда спинной мозг обособится, его внутренняя поверхность всюду представляется влажной, как будто бы пропитанной водою, и быстро увеличивается в толщине. У ля-

гушек внутренняя поверхность спинного мозга скоро делается светлой. Поэтому создается впечатление, что вода принимает участие в образовании спинного и головного мозга. Таким образом, возможно допустить, что спинной мозг в основом есть отслоение брюшных пластинок, а инфильтрацию его жидкостью спинно-мозгового канала можно сравнить с набуханием сосудистого слоя (ср. § 5 «Истории развития»). Отслоение спинного мозга имеет только ту особенность, что оно впервые происходит после замыкания спины.

Дифференцировка зародыша на слои приводит, таким образом, к образованию покрова внутренних незамкнутых полостей или слизистой оболочки, затем образуется слой для стволов сосудистой системы, мускульный слой, кожный слой, а у позвоночных животных — нервный слой, или слой для центральных частей нервной системы. Оба последних слоя в отношении к зародышу имеют то же самое место происхождения, а именно — верхнюю поверхность зародыша. Когда эмбрион позвоночного образуется путем двойного свертывания, что мы подробно рассмотрим в ближайшем схолии, тогда из этих слоев образуются трубки. Вот что можно сказать по поводу обособления слоев, которое мы назовем «первичным обособлением».

с. Гистологическое обособление.

Кроме дифференцировки на листки, позднее происходит и другая дифференцировка, уже внутри листков, при которой возникает хрящевая, мускульная и нервная масса. причем часть массы делается жидкой и переходит в кровь. Следовательно, в этой внутренней дифференцировке некоторые элементарные части принимают характер слоев, причем образуют нервную массу и кровь. Таким образом, два из преобразовавшихся в трубки листков делаются общими системами, в то время как дифференцировка, которая их отделила, продолжается в других, листках и первоначальные трубки являются лишь центральными частями этих систем. Другие части, возникшие путем дифференцировки, как кости, образуются только в определенных слоях. Я называю

этот род дифференцировки «гистологическим обособлением».

d. Морфологическое обособление.

Третьей формой дифференцировки является преимущественно дифференцировка внешнего облика. А именно, некоторые отрезки тех трубок, которые первоначально произошли из слоев, развиваются в индивидуальные формы, которые впоследствии получают особое назначение, и хотя они в общем отношении являются подчиненными членами всего отправления данной трубки, но все же отличается от отправлений других отрезков трубки. Таким образом, нервная трубка разделяется на органы чувств, головной и спинной мозг; трубка слизистой оболочки или слизисто-кожная трубка разделяется на ротовую полость, пищевод, желудок, кишку, дыхательный аппарат, печень, аллантоис и т. д. Особенности развития связаны с ускорением или замедлением роста.

Дело в том, что ускоренный рост никогда не бывает равномерным по всему протяжению трубки, но он то расширяет свою область, то сосредоточивается в одном пункте. Если область роста расширяется, то процесс приобретает характер отграничения одного отрезка трубки от другого, например головного и спинного мозга, желудка и кишки. Если же усиленный рост ограничивается определенным местом на протяжении трубки, то получается картина выпячивания. Таков способ развития органов чувств * из нервной трубки, дыха-

* Я имею в виду преимущественно органы высших чувств. Развитие уха и глаза указывает на это вполне ясно. Что же касается до носа, то выпячивание обнимает только ствол обонятельного нерва или обонятельные колбы. В основе здесь явление лишь относителное. А именно, глаз представляет собою, видимо, выпячивание нервной трубки через мускульный слой (который содержит также и кости) вплоть до кожного слоя, и наружная часть глаза есть поэтому метаморфоз кожи. Ухо можно назвать выпячиванием нервной трубки в мускульный слой, именно до места закладки кости. Это выпячивание растет навстречу впячиванию кожного слоя. Нос был бы в таком случае выпячиванием нервной трубки до мускульного слоя, потому что собственно обонятельные нервы, обычно называемые ветвями, образуются не путем выпячивания, но путем внутренней дифференцировки.

тельного аппарата, печени, аллантоиса — из слизисто-кожной трубки (в связи с сосудистым слоем). В основе способ развития один и тот же, и различие здесь только относительное. Такие изолированные преобразования общих трубок имеют нечто общее, и это сходство знали еще древние, почему и называли их органами. Я называю такое обособление «морфологической дифференцировкой». Гистологическое обособление, о котором мы говорили выше, отличается от морфологического обособления и в каждом органе идет особо. Почему каждый орган и включает продолжения общих систем, а именно — нервной и сосудистой. Во многих органах появляются также мышечные волокна, в немногих — хрящ (или кость), как в дыхательной трубке и гортани, не считая мышечного слоя, где эти гистологические элементы являются преобладающими.

Таким образом, при помощи троякой дифференцировки образуется гетерогенность тела, причем каждый отдельный орган, как и каждое сочетание органов, показывает растущую самостоятельность, как можно было бы назвать особый характер каждого простого органа или соединения органов. Чем дальше мы вернемся назад, тем больше оказываются связанными не только отдельные органы, но и гистологические элементы. Наблюдение показывает лучше, чем любое описание, что всё единичное вначале содержится в общем. В этом легче убедиться на деле, чем привести доказательства, если это не ясно само по себе. Против грубого учения о новообразовании можно возразить следующее.

е Не существует нигде новообразований, а лишь преобразования.

1) Если какая-нибудь часть образуется путем внутренней дифференцировки, то это не значит, что раньше там было пустое место. Например, там, где возникает нерв или закладывается хрящ, была не пустота, но общая масса, которая и разделилась на нерв и на не-нерв. Наиболее наглядно это обнаруживается в процессах гистологического обособления при образовании хряща. Всюду до образования хряща всегда стягиваются темные кучки зернышек, причем можно видеть, что окружающая масса делается совершенно светлой. Это явле-

ние показывает наглядно ход гистологического обособления. Сверх того, гистологическое обособление по сравнению с морфологическим является, повидимому, более пластическим, приводя к противоположностям.

2) Нигде не образуется нового, которое не было бы связано с ранее образованным,—напротив, оно примыкает к нему. Следовательно, ничто не развивается свободно, примыкая то туда, то сюда, как это принимали и описывали для всего эмбриона и еще недавно — для спинного мозга. Скорее морфологическое обособление есть образование частного из общего, так же, как и гистологическое обособление, с тою только разницей, что морфологическое обособление состоит в модификации роста, следовательно, дает относительную дифференцировку, а гистологическое обособление, как уже сказано выше. антагонистическую дифференцировку. Таким образом, каждый орган есть измененная часть более общего органа, и в этом смысле можно сказать, что каждый орган уже содержится в основных органах, и притом во всем своем объеме. Я думаю, что это будет еще более ясно, если я приведу особый пример. Дыхательный аппарат представляет собою только особо разросшуюся первоначально весьма небольшую часть слизисто-кожной трубки. Таким образом, этот аппарат уже заключался в кожно-слизистой трубке и притом в целом своем составе; когда легкие впервые делаются заметными в виде боковых выростов, то между ними на нижней стороне находится место, на котором вскоре образуется очень небольшое возвышение. Это — будущая дыхательная трубка; когда легкие обособятся настолько, что их связь с кожно-слизистой трубкой будет лишь узкой, то это место при дальнейшем развитии легких удлиняется, превращаясь в дыхательную трубку. Таким образом, если вникнуть в дело, дыхательная трубка никогда не отсутствует нацело, но только развивается медленнее и позднее, чем легкие. Мне кажется, что такое отношение существует повсюду, но в различной степени. Таким же образом при развитии конечностей обнаруживается

деление на особые отделы, но первое появление конечностей почти можно было бы на первый взгляд назвать новообразованием, так мало подготовлено их появление, если бы уже обособившийся кожный слой, отделившийся от спинных и брюшных пластинок, не проходил над первыми зачатками конечностей.

При образовании отдельных органов, таким образом, повторяются те же самые отношения, которые имеют место между эмбрионом и его ближайшим окружением. Они состоят в постепенном обособлении, с тем только различием, что здесь органы не отделяются друг от друга, так как они не превращаются в целое, но остаются частями целого. По этой причине никогда один орган не поглощает другого, и лишь немногие части совершенно уничтожаются другими.

f. Это преобразование есть начало органического роста.

Совершенно противоположно этому воззрению учение Серра. По его взгляду, весь организм должен возникать из слияния первоначально раздельных элементов, так что даже простейшие части сложены по крайней мере из двух половин. Это учение не основано на точных наблюдениях. Серр [51] проводит этот взгляд настолько последовательно, что утверждает даже, будто бы представление об органическом росте является совершенно извращенным представлением и что всякое увеличение органа состоит в отложении частиц извне. Мне не известен подобный способ развития живых тел, кроме разве образования материнской части плаценты. Здесь, действительно, на внутренней поверхности матки отлагается отделяемое вещество и прежде всего срастается с пуповиной, по крайней мере у тех животных, у которых материнская и детская части плаценты объединяются в одно общее тело. Повидимому, это бывает также у жвачных, хотя у них материнская и детская части плаценты никогда не соединяются в одно целое. Но надо заметить, что это вещество отделяется от тех же самых частей, но никогда не приносится извне, причем в нем разветвляются кровеносные сосуды. Следовательно, здесь имеется налицо лишь необычайно быстрый рост, когда растущая часть проры-

вает свои собственные пределы, и образование нового материала происходит быстрее, чем его гистологическая дифференцировка.

Известно, что роговые образования увеличиваются согласно представлению Серра, но именно потому и отрицают у них с полным правом способность к органическому росту. Итак, согласно мнению Серра, органический рост заключается в соединении первоначально изолированных и вновь возникающих отдельностей. Мы же утверждаем, что образование органа, как и образование эмбриона, есть лишь начало роста, а рост есть продолжение этого образования, которое лишь делается явным и состоит в преобразовании. Абсолютное же начало процесса всегда неуловимо.

g. Общее направление образования.

Наконец, что касается до направления, в котором происходит образование, то каждый момент процесса выясняет наблюдателю, что образование происходит изнутри кнаружи. Желточный шар выходит весь из внутренней части яичника. Из средины яичного желтка выступает на периферию зародышевый пузырек. Вероятно из центра отходит и вся масса зародышевого слоя. В центре зародышевого слоя формируется зародыш. Средняя часть зародыша вначале образует плодовое поле, где возникает эмбрион. Эмбрион образуется в средней части плодового поля, причем эта часть периферии постепенно преобразуется в его тело. Сперва возникает средняя часть эмбриона, причем он разрастается во все стороны. Позднее, когда замыкается спинная и брюшная полости вследствие разрастания с боков, то здесь имеется лишь срастание периферических частей, потому что гребни спинных пластинок и нижние края брюшных пластинок по своему существу суть периферические части. Более подробно об этом сказано в следующем схолии. Лишь при окостенении уже образовавшегося хряща периферические части очень часто обгоняют внутренние части.

Здесь я позволю себе еще одно замечание, а именно, что развитие по направлению к периферии, о чем мы будем гово-

рить в следующем схолии, особенно по отношению к позвоночным, не надо понимать так, что каждый отдельный атом сперва отходит от центра. Лишь весь ход развития имеет такое направление, и из этого вытекает только то, что каждая часть прежде находилась ближе к центру, а не то, что все вещество сперва залегало в центре, что в строгом смысле было бы даже невозможно. Уже быстрый рост зародышевого листка учит нас, что каждая часть его питается там, где она находится.

СХОЛИЙ IV



О СХЕМЕ, ПО КОТОРОЙ РАЗВИВАЮТСЯ ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

§ 1

В зародыше и в образующемся эмбрионе проявляется во всех направлениях та же последовательность дифференцировки [52]

Если мы будем рассматривать процесс развития в обратном направлении, то мы увидим, что чем ближе к началу, тем теснее связаны все явления. Поэтому едва ли возможно изучать от начала какое-либо явление без того, чтобы не затронуть и других отношений. Пусть это послужит для нас извинением, если некоторые наши замечания покажутся лишь продолжением или повторением того, что было сказано в третьем схолии, а другие наши замечания, быть может, будут предварением позднейших сообщений.

Я считал нужным соединить в одно целое весь ряд наблюдений, которые относятся преимущественно к способу образования позвоночных животных. Они должны служить для подготовки следующего схолия. В этом последнем я постараюсь подробнее разграничить то, что в предыдущем дано в более общем значении, и лишь в целях изложения

было теснее увязано с теми отношениями, которые имеются только у позвоночных.

Насколько сложным и запутанным является строение взрослого животного, настолько простым и равномерным по всем направлениям является первоначальный ход развития данной формы.

а. При первоначальном обособлении дифференцировка повторяется по всем направлениям зародыша.

Рассмотрим прежде всего разделение на слои, которое обнаруживается в толще зародыша — в виде серозного листка, сосудистого листка и слизистого листка. При этом мы находим повторение той же дифференцировки на поверхности, как это уже замечено нами в «Истории развития животных» (§ 1), причем в желточном поле преобладает слизистый листок, в сосудистом поле — сосудистый листок и плодовому полю отвечает серозный листок. Так как зародыш не обнаруживает никакой заметной противоположности между передней и задней частями, то неудивительно, что в обоих направлениях происходит то же самое. В весьма слабой степени разница обнаруживается лишь в том, что в передней части берет перевес желточное поле, в задней части — сосудистое и особенно плодовое поле, которое шире, чем в передней части.

b. То же происходит и в эмбрионе.

Весьма замечательно, что когда появляется эмбрион, все его образование сопровождается продолжающейся централизацией серозного листка в передней области, сосудистого листка — в средней области, наконец слизистого листка — в задней области эмбриона; ибо если серозный листок имеет значение для анимальной части, то его высшее развитие проявляется в образовании мозга и головы, равно как развитие сосудистого листка проявляется в образовании сердца и слизистого листка — в образовании кишки и особенно желудка, который является такой же изогнутой частью слизистого листка, как мозг с черепом — по отношению к серозному листку и сердце — по отношению к сосудистому листку. В эмбрионе обнаруживается та же последовательность дифференцировки и по направлению в толщину, и тем яснее, чем ранее мы станем его рассматривать. Это необходимо уже само

по себе, так как эмбрион представляет собою только разрастание зародыша. Мы находим такую же последовательность и на поверхности, если мы будем рассматривать эмбрион в том состоянии, когда его тело еще не замкнуто. Так как в это время только самая средняя часть серозного листка превращается в тело эмбриона, то это происходит лишь на ничтожном пространстве, в то время как сосудистый листок и еще больший слизистый листок принадлежат к эмбриону как таковому и в будущем целиком в него переходят. Таким образом, в результате дифференцировки мы имеем:

I. В зародыше и зародышевой оболочке:

а) по направлению в толщину: 1) серозный листок, 2) сосудистый листок, 3) слизистый листок;

б) в поверхностном направлении: 1) плодовое поле, 2) сосудистое поле, 3) желточное поле;

в) по направлению в длину: плодовое поле имеет спереди небольшую ширину, сосудистое поле — меньшую, с вырезом спереди, желточное же поле преобладает в задней части.

Из этих трех дифференцировок дифференцировка по направлению в длину развита наиболее слабо, дифференцировка по поверхности — наиболее значительно, отвечая форме зародыша, который развивается по плоскости.

II. У эмбриона мы имеем следующую дифференцировку:

а) в толщину: 1) анимальная часть, 2) сосудистый листок, 3) слизистый листок;

б) в ширину: 1) тело эмбриона, 2) сосудистое поле, 3) желточное поле;

в) в длину: 1) мозг и череп, 2) сердце, 3) кишечник.

Таким образом, у эмбриона мы видим то же расчленение, что и у зародыша, только здесь оно наиболее развито в продольном направлении, которое у эмбриона и является преимущественно определяющим.

Итак, в целом соответствуют:

верхняя поверхность	средина	и передний конец
по направлению в толщину	по направлению к поверхности	по направлению в длину
нижней поверхности	периферии	заднему концу

Таким образом, после того как эмбрион становится видимым, на поверхности зародышевой оболочки можно различить четыре части, если рассматривать эмбрион как часть всего зародыша, а именно от периферии к центру мы имеем: желточное поле, сосудистое поле, плодовое поле и эмбрион, причем четвертый член появляется позднее.

Такое же умножение частей найдем мы и в том случае, если сравним листки в эмбрионе, причем слой, из которого образуется спинной мозг, обособляется позднее, когда спина уже замкнута. Все это четырехстепенное расчленение членов аналогично высшей потенции животного в животном.

с. В этой последовательности зародыш превращается в эмбрион.

Если мы спросим, в какой последовательности отдельные слои зародыша превращаются в тело эмбриона, то мы обнаружим это превращение прежде всего в серозном листке, причем в это время сосудистый и слизистый листки лежат под ним в неизменном виде. Затем превращение касается сосудистого листка, где оно обозначается при образовании сердца и аорты, и, наконец, слизистого листка, который дольше всего остается в пассивном состоянии. Таким образом, преобразование идет сверху вниз. Оно совершается также спереди назад, так как голова получает свои очертания раньше, чем задняя часть тела, и от средины к периферии, так как периферические отграничения обнаруживаются при развитии цыпленка только на второй день, когда образуются брюшные пластинки, тогда

как средняя часть уже превратилась в зародыш. Таким образом, преобразование происходит в вышеуказанной последовательности и по определенным направлениям.

d. В такой же последовательности происходит отшнуровывание

Отшнуровывание как высшая форма обособления происходит по необходимости тем же самым способом. Оно наблюдается сперва в серозном листке, затем в сосудистом и, наконец, в слизистом листке, причем в каждом последующем листке идет так же, как и в предыдущем.

Таким образом, зародышевая оболочка под головой заворачивается спереди назад, причем тут играет роль серозный листок, за ним то же происходит с сосудистой и слизистой оболочками. Подобное мы видим и на заднем конце эмбриона, где вследствие разделения листков образуется отверстие для выхода мочевого мешка, а также с боков, где образуются брыжеечные и брюшные пластинки и брюшная полость, вначале имеющая щели. При этом в каждом листке происходит отшнуровывание, ранее всего в продольном направлении, сперва — спереди, затем — сзади и, наконец, с боков, как я уже показал в «Истории развития цыпленка» (§ 6, d). Как скоро эмбрион получает известную самостоятельность, его жизненный центр представляет уже не точку, но линию, причем для этой оси противоположность между центром и периферией превращается в противоположность между осью и боковыми сторонами.

e. и образование амниона.

Образование амниона есть не что иное, как дальнейшее продолжение этого отшнуровывания, благодаря которому внутри серозного листка образуется вокруг эмбриона амнион, начиная с охвата этим листком эмбриона (серозная оболочка) и до полного отделения оболочки. Это отшнуровывание продолжается дальше таким образом, что складки амниона появляются спереди, сзади и, наконец, с боков.

Таким образом, образование амниона у тех животных, у которых он имеется, есть не что иное, как дальнейшее продолжение процесса отшнуровывания. Этим, может быть,

объясняется, почему у млекопитающих, у которых отшнуровывание выражено сильнее всего, амнион появляется весьма рано (схол. II, в).

§ 2

Двойное симметричное развитие, исходящее от одной оси, превращает у позвоночных животных слои первичного обособления в трубки

а. Схема развития позвоночных напоминает цифру 8.

В третьем схолии мы познакомились в общих чертах с тем родом и способом, при помощи которого из просто устроенного эмбриона образуется сложное животное, и видели обособление, которое постепенно происходит в эмбрионе трояким образом. Будет нелишним снова заняться этой темой и рассмотреть ее в отношении к образованию позвоночных животных. Нет никакого сомнения, что те же три способа обособления свойственны и другим животным, за исключением самых просто устроенных. Однако у позвоночных животных процесс образования должен быть своеобразен. Мы знаем из истории развития цыпленка, что вначале образуется ось тела и что развитие идет, начиная от оси, по сторонам, затем кверху и опять по средней плоскости. Благодаря зарастанию в верхней части образуется трубка, в образовании которой принимает участие только верхний или анимальный слой зародыша. Тот же самый способ развития я полностью наблюдал у лягушки, и хотя мне не случалось видеть эмбрионы других амфибий, рыб и млекопитающих в той стадии, когда спина была еще открыта, но молодые эмбрионы позволяют с уверенностью утверждать, что и здесь развитие идет по той же самой схеме, потому что во всех случаях я наблюдал спинную струну и едва лишь сросшиеся спинные пластинки.

Мы не будем принимать во внимание, что на брюшной поверхности у птиц, млекопитающих и у большинства амфибий в течение долгого времени область пупка бывает незамкнута,

тем более, что у других позвоночных как, например, у лягушки, не образуется никакого пупка. Обратим внимание на то, что эмбрион вначале состоит из двух главных трубок — одной наверху, на спинной стороне, и другой внизу — на брюшной стороне. Каждая трубка срослась из двух боковых половин, притом таким образом, что каждая трубка идет вдоль одной и той же осевой линии, а между трубками залегает спинная струна как их общая ось, которая первоначально занимает центральное положение, тогда как боковые части и линии замыкания занимают эксцентричное положение, причем эти линии замыкания трубок (для верхней трубки — верхняя линия, для нижней трубки — нижняя) сперва бывают ближе к периферии. В общем схему развития позвоночных в ее поперечном разрезе можно сравнить с цифрой 8, так как от средней части цифры здесь отходят вверх и вниз те же фигуры.

b. Благодаря этому из слоев зародыша образуются трубки.

Так как в дальнейшем, частью непосредственно после верхнего замыкания, частью во время нижнего замыкания, у эмбриона наступает обособление слоев, то все слои в скором времени образуют трубки. Эти трубки я называю «основными» или «фундаментальными органами», так как из них постепенно образуются специальные органы. Они включают друг друга, но различным образом. На рис. 4 показан поперечный разрез через эти трубки. Их взаимное расположение — необходимый результат первичного обособления и схемы развития.

c. Взаимное расположение этих трубок. Табл. III, рис. 4.

Припомним еще раз, что зародыш разделяется на два слоя или пласта — анимальный пласт и пластический или образовательный пласт. Последний в свою очередь состоит из сосудистого и слизистого листков. Анимальный пласт позднее точно так же разделяется на верхний и нижний слои. В образовании брюшной половины принимают участие оба пласта, в образовании спинной половины — только один анимальный пласт. Обе половины образуются путем срастания обеих половин — сверху и снизу.

Отсюда вытекает следующее:

1) Слизистый листок образует самую внутреннюю трубку на брюшной половине животного. Мы называем этот основной орган «слизисто-кожной трубкой» (рис. 4, *f*). Из нее образуются все те органы, при помощи которых животное осуществляет обмен веществ с внешним миром. Это — та самая поверхность, которая у зачатка обращена к питающей желточной массе.

2) Сосудистый листок в брюшной половине окружает слизисто-кожную трубку. Так как сосудистый листок замыкается раньше (брыжеечный шов), чем замыкается слизистая оболочка, то образуются две трубки: одна проходит над слизисто-кожной трубкой, ничего не содержит, постепенно суживается и зарастает, вторая же вплотную окружает слизисто-кожную трубку. Эта двойная сосудисто-кожная трубка (рис. 4, *e*) осуществляет весь обмен веществ внутри тела; и сосуды, которые из нее образуются, впоследствии переходят во все части тела.

3) Первоначально нижний слой анимального пласта, который мы назвали «мясным» или «мускульным слоем» (схол. III), образует две трубки: спинную трубку (рис. 4, *l*) и брюшную трубку (рис. 4, *c*), причем обе трубки играют облекающую роль; последняя охватывает две вышеназванных трубки, а первая — нервную трубку. При дальнейшем обособлении мускульный слой делится на внутренний костный слой (включая фиброзные слои) и собственно-мышечный слой. Таким образом, скелет имеет верхние и нижние дуги, а посредине — столб; он наиболее совершенным образом выражает собою схему развития. Обе трубки мускульного слоя лежат друг над другом, и костные отложения прилегают к обеим трубкам; таким образом, скелет представляет собою общую ось для обеих трубок и для цельного животного.

4) Остается упомянуть еще о трубкообразной центральной части нервной системы или о нервной трубке

(рис. 4, *d*), а также о *коже* (рис. 4, *h*), которая представляет собою общую наружную трубку, одевающую обе мускульные трубки. Обе эти части по отношению к зародышу имеют общее происхождение. Они представляют обособившийся верхний слой анимального пласта зародыша. Первоначально они были связаны таким образом, что при замыкании спины внутренний, более узкий слой, и наружный, более широкий, образовали трубку, будучи отделены друг от друга только благодаря срастанию обоих листков спинной трубки. Вероятно, это основано на том, что вначале замыкается только нервная трубка, потому что мы впервые видим ее самостоятельной, когда оба гребня мускульного слоя отделили ее от кожи.

Первоначальное единство кожи и спинного мозга представляется важным. Первая, т. е. кожа, относится к периферии, мозг же представляет анимальный центр нервной системы. Таким образом, мы видим, что путем развития определенная часть первоначального общего образования весьма простым способом, благодаря образованию спинной трубки, оказывается внутри, а другая часть остается на периферии. В замкнутых внутренних частях развивается животная жизнь, достигая высшей степени, в то время как периферическая часть остается на более низком уровне.

Таким точно путем нервная трубка делится потом на два слоя: облекающий слой — оболочку, и облекаемый слой — собственно мозг. Таким путем и кожа делится на внутренний слой и наружный слой. Если мы обозначим противоположный характер менее жизненной кожи знаком — и более жизненного мозга знаком +, то мы заметим, что в каждом члене эта противоположность вновь повторяется. При отчленении спинной трубки от мускульного слоя, когда кости обособляются от мышц, получается обратное соотношение полюсов, а именно, безжизненная часть оказывается внутри, а жизненная — снаружи. В общем, обнаруживается такой ряд полярностей:

Кожный слой		Спинная трубка мускульного слоя		Нервный слой	
верхняя кожица	собственно кожа	мускулы	кости	оболочки	мозг
—	+	+	—	—	+

Подобное же или близкое расчленение представляется вероятным и для брюшной половины, потому что ее первые члены те же самые и построены по тому же типу, с тем только различием, которое обусловлено разницей между верхним и нижним слоями зародыша. Во всяком случае здесь одним членом больше. Но я не решаюсь установить здесь расчленение, так как еще вопрос, к которой из первоначальных трубок принадлежит мускульный слой кишки — к сосудистому листку или к слизистому листку. Если принять во внимание, что мускульные волокна образуются также и в изолированной части сосудистого листка, а именно, в сердце, далее, что сосудистый листок на кишечнике значительно вздут («История развития», § 5), в особенности в области желудка, то можно предположить, что мускульный слой, который в области дыхательного аппарата сопровождается даже хрящами и костями, принадлежит именно к сосудистому листку.

Такие трубки имеются у каждого животного в качестве основных (фундаментальных) органов. Там, где эмбрион отшнуровывается от желтка, мы можем обнаружить в желточном мешке, если представить последний цилиндрическим, еще лежащую вне тела трубку, связанную с сосудистым и слизистым листками, которая отлична от трубок, возникших в теле путем отшнуровывания. У таких эмбрионов при помощи складок амниона образуется из серозного листка трубка, которая окружает весь эмбрион (амнион), и вторая трубка, которая охватывает эмбрион вместе с кишечным мешком (серозная оболочка). Это те животные, которые имеют выступающий орган в виде мочевого мешка.

d. Соотношение основных органов.

Если мы бросим теперь общий взгляд на взаимные отношения основных органов, то получим ближайшее представле-

ние об организации позвоночных животных. Кроме кожи, которая одевает обе половины животного, мы находим здесь две пары основных, или фундаментальных органов. Первая пара состоит из двух двойных трубок, —это мускульный слой и сосудистый листок. Выражена ли здесь известная степень первоначального единства? Мы оставляем этот вопрос нерешенным, но все же не можем не отметить, что это именно те трубки, в которых впоследствии развивается наибольшее гистологическое обособление.

Вторая пара состоит из двух простых трубок,—одной наверху, другой внизу. Первая образует внутреннюю часть анимального тела, вторая образует внутреннюю часть образовательного или пластического тела. Первая охвачена сверху мускульной трубкой, вторая — снизу сосудистой трубкой. Таким образом, в целом у позвоночных животных в верхней части господствует анимальная жизнь, а в нижней части — образовательная жизнь. В продольном направлении повторяется то же самое отношение, так как спереди назад наблюдается та же последовательность, какая наблюдается и сверху вниз (схол. IV, § 1, b). В направлении снаружи — внутрь дело обстоит иначе благодаря двойному свертыванию эмбриона. Именно, в брюшной половине нижняя поверхность зародыша стала внутренней, в спинной же половине внутренней стала лишь срединная часть верхней поверхности зародыша, в то время как остальная часть верхней поверхности зародыша сделалась внешней границей для всего тела. Поэтому противоположность между верхней и нижней половинами является неполной.

e Продолжение образования. Центральная линия и замыкающая линия во всех основных органах. Образовательные дуги.

Более плодотворным, чем рассмотрение отношений основных органов по их расположению, будет обзор их образования во всем процессе развития. Всякое образование происходит по одной определенной оси, именно, по обеим сторонам от нее, кверху и книзу, причем, как было уже сказано (схол. IV, § 2, а), плоская поверхность преобразуется в две основные трубки. Этот процесс представлен схематически

на рис. 5. Указанный рисунок, в особенности, если сравнить его с рис. 4, показывает нам, каким образом зародыш из пластинки превращается в эмбрион. Все развитие идет от центра к периферии, а именно, вверх и вниз от оси *a* — таким образом, что на периферии образуются верхняя и нижняя срединные линии для всего тела. Обе пунктирные линии $m—m'$ и $n—n'$ указывают, каким образом возникают замыкающие линии на спине и на брюшной стороне, если мы свяжем их с соответственными частями зародыша, представленного на рисунке в виде увеличенной пластинки. Они суть крайние границы этой части зародыша, которая превращается в спинную половину, и той части, которая превращается в брюшную половину. Отсюда делается понятным сказанное нами выше, а именно, что замыкающие линии спинной и брюшной половин первоначально лежали на периферии. Линии $m—m'$ и $n—n'$ суть пути, которые должны бы проделать эти части, чтобы из зародыша образовался эмбрион, если бы не было налицо процесса роста. Но при таком передвижении все листки растут от центра к периферии, так что каждый отдельный пункт передвигается по дуге. Если мы обратим теперь внимание на образование основных органов, то мы можем изобразить направление их развития дугообразными линиями, имеющимися на рис. 5, где направление указано при помощи маленьких стрелок. Я называю путь, который проделывает каждая точка в процессе образования, ее «образовательной дугой». На рис. 5 *b*, *c*, *d*, *e*, *f* суть такие образовательные дуги для всех частей, которые остаются в плоскости своего слоя, не выходя из него.* К какому из основных органов относится каждая дуга, можно легко видеть из сравнения с рис. 4, так как обозначения везде одинаковы.

---

* Это суть первоначальные образовательные дуги в противоположность прободающим образовательным дугам (схол. IV, § 3, m).

Таким образом, из рис. 5 ясно, что нельзя считать центральной всю среднюю плоскость эмбриона и что как для всего эмбриона, так для каждого трубкообразного основного органа, имеется центральная линия, от которой и продолжается процесс развития, а против этой линии в той же самой трубке находится замыкающая линия. Центральная линия каждого основного органа по большей части обращена к оси всего животного. Она представляет собою единственное, что было во всей трубке первоначально простым. Замыкающая линия состоит по большей части из двух наиболее периферических половин, так как каждый основной орган преобразуется из плоской поверхности в трубку.*

Чтобы убедиться в этом и осмыслить это представление, вообразим себе плоскость, которая проходит отвесно через все тело животного. На рис. 4 разрез через такую плоскость показан линией xy. Если мы пойдем по этой плоскости сверху вниз, то сперва встретим кожу, затем костные отложения и верхний шов спинного мозга. Все эти части не являются простыми от начала, но сделались простыми благодаря срастанию спинных пластинок. Если мы пойдем по этой же плоскости дальше, то опять достигнем нервной трубки, но в том месте, где она является простой по своему начальному происхождению. Следовательно, здесь проходит ее центральная линия. Идя дальше, мы встретим спинную струну и прилегающие части, — это центральная линия для обеих трубок мускульного слоя и ось всего тела животного. Спускаясь ниже, встречаем сосудистый листок. Здесь проходит центральная линия этого листка. Затем мы еще раз встречаем сосудистый листок по брыжеечному шву, следовательно, в месте

* Здесь нет никакого противоречия с тем фактом, что брюшная половина образуется скорее путем отшнуровывания, чем путем бокового срастания. Двойное симметричное развитие включает представление о срастании. Указанное соотношение есть только модификация, что мы поясним ниже (ср. § 3, d этого схолия).

срастания. Еще дальше по плоскости разреза мы встретим слизисто-кожную трубку — по той линии, которая никогда не была на периферии, а затем встретим стенку той же трубки вторично, именно ту, которая была некогда периферической. На брюшной поверхности мы опять наткнемся на мускульный слой и на кожный слой — по той линии, которая была раньше на самой поверхности.*

Таким образом, каждая из основных (фундаментальных) трубок имеет свою линию, которая обращена к оси всего тела животного, причем эта линия и есть образовательная линия данной трубки. Лишь эта линия и была вначале центральной. В каждой трубке есть, кроме того, другая линия, занимающая обратное положение по отношению к центральной оси. То, что лежит по этой линии, прежде занимало по отношению к нижней трубке эксцентричное положение. Только кожный слой представляет исключение. Он везде занимает эксцентричное положение. Его ось первоначально совпадала с центральной линией нервной трубки, от которой кожа впоследствии обособилась и, как таковая, не имеет центральной линии.

f. Применение предыдущего.

Приведенная выше схема приложима и к дальнейшему развитию, когда из основных органов путем морфологического обособления (схол. III) образуются отдельные постоянные органы. При дальнейшем образовании можно установить нижеследующие общие правила:

1) Повидимому, центральная линия всех отдельных основных (фундаментальных) органов в общем ** так же мало

* Если мы продолжим линию xy до желточного мешка, как это и сделано на нашем рисунке, то опять встретим те части, которые первоначально были на периферии.

** Я употребил выражение «в общем» потому, что существует обыкновенный орган, который, как кажется, представляет исключение. Я разумею плавательный пузырь у рыб. По аналогии следует предположить, что он образуется как вырост слизисто-кожной трубки. В таком случае плавательный пузырь простого строения выступал бы от центральной линии указанной трубки, не подчиняясь общему закону. Но существуют плавательные пузыри, которые не стоят ни в какой связи с пищеводной

склонна к дальнейшему преобразованию, как и ось тела животного, или спинная струна. В нервной трубке центральная линия остается неизменной, также и в сосудистой трубке, только передняя часть ее исчезает. То же самое мы видим и в слизисто-кожной трубке. При этом центральная линия всегда определяет направление развития, так как всякое дальнейшее развитие всегда, повидимому, идет в направлении стрелок, указанных на рис. 5. Отсюда следует и второе общее правило:

2) Все, что отходит от линии замыкания основного органа, всегда остается в срединной плоскости и не отходит в сторону. Если это правило справедливо, то оно является лишь необходимым следствием из схемы развития, изображенной на рис. 5, и подтверждает таковую. Если дальнейшее развитие должно итти по пунктирным линиям, показанным на рис. 5, то образование, которое развивается в этом направлении, достигнув срединной плоскости, не может ее оставить. Встретившись с одноименным образованием с другой стороны, если процесс развития идет энергично, они срастаются по срединной плоскости, не выходя из ее пределов.*

Поищем некоторых доказательств этого. Дыхательный аппарат выпячивается из слизисто-кожной трубки таким образом, что легкие отходят в стороны, а дыхательная трубка образуется из нижней части, где проходит замыкающая линия. Мочевой мешок выступает из замыкающей части своего основного органа и дальше уже не делится. Остистые отростки,

---

трубкой, таким образом, возможно, что их происхождение иное. Может быть, они первоначально происходят из полости, образуемой брыжейкой?

* Это не препятствует замыкающей линии основного органа, вместо того, чтобы при дальнейшем развитии удаляться от центральной линии, напротив того — приближаться к ней. Это явление наблюдается чаще всего в тех случаях, когда боковые части основного органа подвержены более энергичному развитию, чем периферические края, первоначально образующие линию смыкания.

плавниковые подпорки, плавниковые лучи — несомненные образования срединной плоскости — могут достигать весьма значительной длины, но никогда не расходятся в стороны. Так называемые нижне-остистые отростки, которые бывают на нижней поверхности грудных и поясничных позвонков у многих птиц, а у рода Colymbus очень длинны и раздвоены на концах на две боковые дужки, не представляют исключения, так как они не лежат на брюшных пластинках, как нижне-остистые отростки хвостовой части. Они не принадлежат к костным образованиям брюшной трубки и возникли вообще не путем смыкания, но являются выростами позвоночного столба во внутрь указанной трубки. Поэтому они должны при дальнейшем развитии, согласно нашей схеме, расходиться на боковые дужки. Раздвоенные остистые отростки шейных позвонков у человека могли бы считаться таким исключением, но это расщепление лишь незначительно, и образование его связано с мускулами и с выйной связкой. Вызывают, конечно, сомнение остистые отростки черепах, так как у них эти отростки расширены сверху в пластинку. Но в применении к черепахам схема развития должна быть изменена совершенно особым образом и представляет для ближайшего исследования большой интерес. Возможно, что у зародышей черепах спинные пластинки залегают очень глубоко, так что брюшные пластинки обрастают их. Во всяком случае я позволю себе пройти мимо этого вопроса, пока развитие черепах не будет изучено.

3) Если какой-либо орган симметрично смещается в стороны (смещение в продольном направлении и несимметричное смещение в сторону мы пока оставляем без рассмотрения), то это смещение происходит лишь начиная от центральной линии, по данной образовательной дуге в направлении к замыкающей линии.* Я полагаю, что органы могут развиваться

* Этому, естественно, не препятствует то обстоятельство, что та или иная часть при увеличении во все стороны не примыкает своим концом непосредственно к центральной линии, как ребра к позвоночнику, но противоположный конец, повидимому, всегда растет сильнее.

только в указанном направлении, но никогда не в противоположную от центральной линии сторону. Так развиваются реберные хрящи с прилегающими частями, прямые мышцы живота, грудные соски у млекопитающих, arteria mammaria и т. д. — всегда ближе к срединной линии брюха. Далее, нам известно из исследования Ратке, что половые органы рыб постепенно прилегают к замыкающей линии брюха (Neueste Schriften der naturforschenden Gesellschaft in Danzig. Bd. I, Heft 3). Относительно тестикул и яичников млекопитающих это давно уже известно. Однако у насекомых, как показал Герольд, половые органы примыкают к срединной линии спины. У насекомых развитие идет только по направлению к спине, о чем подробнее сказано в V схолии. У них замыкающая линия проходит по верхней части.

4) Центральные линии всех основных органов лежат друг над другом в срединной плоскости. На рис. 5, на линии $\alpha\beta$, лежат поперечные разрезы всех центральных линий. Если мы вспомним, что все листки отделяются друг от друга лишь постепенно, то нам будет понятно, что все эти центральные линии раньше были ближе одна к другой, так как они являются лишь обособлениями одной первоначальной центральной линии зачатка, и нам будет ясно, что установленный нами ранее при образовании простого зародыша закон, который гласит, что всякое развитие идет от центра к периферии (схол. III, g), имеет место и при двусимметричном развитии, и всякое развитие по существу эксцентрично. Обособление центральных линий представляет лишь особое выражение указанного закона. Лишь средняя центральная линия остается при этом обособлении осью всего тела.

5) Согласно правилу, каждый орган у позвоночных животных, будучи простым, первоначально помещается в срединной плоскости, или же одноименный ему орган другой стороны утрачен. Каждая простая часть организма, повидимому, является простой либо от начала, если она происходит по линии замыкания, либо в том случае, если две одноименные поло-

вины данного органа по ходу развития оказались на замыкающей линии.

Я выставляю это положение с некоторым сомнением, так как мне не ясен первый момент образования селезенки. Однако известно, что у цыпленка этот орган лежит тем ближе к середине, чем раньше его исследуют. Таким образом, селезенка возникает, повидимому, по средней линии, а затем смещается влево. По отношению к печени здесь нет никаких сомнений. История развития печени, которую я проследил во всех последовательных стадиях, представляет вообще прекраснейшее подтверждение этого положения. Печень возникает в виде двух печеночных протоков, которые являются выростами из боковых частей слизисто-кожной трубки. Затем оба печеночных протока срастаются снизу, т. е. на замыкающейся стороне своих образовательных дуг. При дальнейшем выступании печеночных протоков граница между ними исчезает, и образуется один простой проток. Из него, вероятно, выпячивается неразделенный желчный пузырь. Каким образом печень и селезенка смещаются в сторону, об этом мы скажем ниже (схол. IV, § 3, i и схол. V, § 3, g). Сомнения вызывает также поджелудочная железа. Она является боковым выростом. Но я должен заметить, что при первом ее появлении я очень часто видел на противоположной стороне, хотя и не совсем напротив, подобное же маленькое выпячивание слизисто-кожной трубки, которое, однако, далее не развивалось. Таким образом, поджелудочная железа с правой стороны отмирает уже в процессе развития.

§ 3

Дальнейшее развитие из простых трубкообразных форм

В предшествующих параграфах мы стремились показать, как согласно схеме, по которой происходит развитие позвоночных животных, из листообразного зародыша, у которого первичное обособление выражено в образовании слоев, воз-

никает основная форма позвоночного, которая состоит из гетерогенных трубок, включенных одна в другую. Теперь нам надлежит проследить за дальнейшим развитием, чтобы исследовать, можно ли при этом найти некоторые общие зависимости, которые сделают для нас понятным это развитие.

Это развитие идет путем морфологического и гистологического обособления. При этом мы прежде всего замечаем, что чем ранее закладывается какой-либо основной орган, тем быстрее идет процесс образования, так что трубкообразные формы для самых ранних из основных органов существуют почти лишь в теории.

a. Как влияет на процесс образования сходство в различных направлениях.

В целом спинная половина развивается быстрее, чем брюшная половина. Согласно § 1, b настоящего схолия здесь повторяется та же физиологическая зависимость, какая открывается при развитии в глубину, т. е. сверху вниз, а также при развитии по поверхности, т. е. в направлении от центра к периферии, и, наконец, после образования эмбриона, как такового, наиболее сильно — в продольном направлении, т. е. спереди назад. При этом центральная часть эмбриона растет сильнее, чем его периферия, почему и происходит задержка в процессе этого превращения, который мы назвали выступанием и последующим обособлением эмбриона, потому что такое выступание представляет собою отставание периферической части еще распростертого по поверхности эмбриона по отношению к центральной части. Отсюда при быстром росте происходит действительное уменьшение эмбриона. Так как это явление ускоренного роста всего сильнее обнаруживается в передней части по продольному направлению, то оно ведет к образованию головы.

b. Таким путем образуются центральные части в основных органах.

Спинные пластинки выдаются, их верхний край быстро растет, особенно на переднем конце. Уже вследствие этого они должны изогнуться спереди назад. Это происходит еще и потому, что на переднем конце обособление происходит более энергично. Таким образом, передний конец спинной трубки быстро загибается, и обособление головы делается

поэтому заметным, хотя задняя граница еще не определилась и начало брюшных пластинок спереди и внизу еще не отграничено от переднего конца спинных пластинок. При этом обнаруживается замечательное обстоятельство, а именно, что при дальнейшем искривлении сильнее всего растет наиболее выступающая передняя часть головы, где начинается между тем обособление мозга. Таким образом, образуется неравномерный рост спинной и нервной трубок, и после зарастания жаберных щелей, когда сосудистые дуги освобождаются и выступают, голова еще более загибается и резко отграничивается сзади. Таким образом, обособляется головной мозг от спинного, а также череп — от спинной части, лицевая часть — от остальных брюшных пластинок.

Первая закладка сердца и первая закладка головы лежат друг над другом, и поистине сердце для сосудистого листка есть как раз то, чем является для спинной трубки череп, или для нервной трубки — головной мозг. Но когда голова выдвигается вперед, зачаток сердца оказывается лежащим позади головы, так что соотношение сверху — вниз превращается в соотношение спереди — назад. Как головной мозг, так и сердце все более отодвигаются назад. Средняя часть сердца, сперва расположенного прямо, отходит в сторону и назад, и делается приметной верхушка сердечной камеры. Путем подобной же метаморфозы образуется кишечник внутри слизисто-кожной трубки, при этом часть нижней поверхности выступает и удлиняется в заднем направлении. Таким путем этот изгиб возникает постепенно во всех слоях: сверху вниз и затем спереди назад. В указанной последовательности изгиб делается все слабее.

Мы уже замечали при различных обстоятельствах, что метаморфоза в каком-либо слое повторяется и в других слоях; поэтому возможно смотреть на образование центральных органов в других листках как на необходимые сопутствующие повторения тех преобразований, которые происходят в серозном листке по отношению к голове и к головному мозгу. Но

с. Тот полюс, к которому устремляется питающая жидкость, развивается, повидимому, быстрее, чем

противоположный.

это образование (как и образование других центральных частей), повидимому, обусловлено тем, что верхняя поверхность развивается быстрее, чем нижняя, средние части — быстрее, чем окружность, передний конец — быстрее, чем задний. Нельзя ли найти для такого быстрого развития определенного полюса (которым позднее будет правая сторона зародыша) соответствующую причину, на которую можно смотреть, если не как на основу, то как на спутника этого явления?

Если мы оставим в стороне куриный зародыш и займемся вообще вопросом о росте органических тел, чтобы выяснить, какой участок растет всего быстрее, то можно, повидимому, установить как общее правило, что в организме быстрее развивается та сторона, к которой устремляется органический ток жидкости. Приведенное в движение органическое вещество имеет больше склонности и возможности превратиться в органическую массу. У некоторых членистых животных, стоящих на низкой ступени развития, задний конец нарастает так быстро, что недолго лишь удерживается всем организмом и самопроизвольно отпадает. У всех позвоночных, откладывающих яйца, которые питаются через рот, задняя часть тела растет сильнее, чем передняя. У моллюсков даже в более позднем периоде головной конец отстает в росте. У растений надземная часть растет быстрее, чем подземная, и каждая почка развивается больше вверх, чем вниз. Это отвечает тому явлению, что там, где развитие кверху идет особенно быстро, как, например, у более крупных грибов, корневая часть особенно мала.

d По направлению в глубину воспринимающей является нижняя поверхность,

Применяя эти замечания к развитию куриного яйца, зададим себе вопрос, какой же путь избирает здесь питающее вещество? Едва ли можно сомневаться, что первоначально зародыш питается снизу, и его нижняя поверхность устроена на манер воспринимающей поверхности низших животных; канал, ведущий на поверхность из центральной полости, которая находится внутри желтка, представляет, повидимому, путь для питающего вещества. Этим каналом и обусловлено

образование зародыша, потому что последний находится именно в том месте, куда этот канал подходит. Если этот канал не направлен отвесно к оси, которую можно провести через халазы, то и зародыш находится не в средней части желтка, а в том месте, где оканчивается этот канал. Поэтому я принимаю указанный канал за путь для питающей жидкости, хотя он на деле представляется иногда закупоренным в месте своего выхода, что, впрочем, может только казаться вследствие мягкости окружающих частей. Та часть поверхности, которая противоположна желтку, или верхняя часть поверхности образуется, как мы знаем, быстрее.

Когда появляется эмбрион как таковой, то его периферия должна в бо́льшей степени стать воспринимающей частью, чем центральная часть, так как эмбрион, сделавшись крупнее, должен принимать пищевое вещество с поверхности более энергично, чем изнутри; образовавшийся в нижней части зародыша выступ замыкает устье указанного выше канала наподобие пробки и заставляет жидкость просачиваться наружу, в результате чего образуются выступы. Но даже не обращая внимания на эти почти случайные обстоятельства, ясно, что в большей части зародышевой оболочки образуется питающая кровь, которая и устремляется туда, где началось образование эмбриона, и что кровь течет от периферии к центру. Это именно то, что мы указали ранее: более быстрый рост в центре и более медленный — по периферии. е. в ширину воспринимающей является периферия,

Головной конец растет быстрее, чем противоположный ему конец. Это сравнение кажется чем-то превратным, так как у позвоночных головной конец играет роль воспринимающего полюса. Но при начале развития это не так. Поскольку нижняя поверхность и соединенная с пупком периферия играют воспринимающую роль, то местом восприятия является отнюдь не голова, удаленная от него даже еще более, чем хвостовой конец. Так как передний конец во всех отношениях, и в смысле отшнуровывания, развивается раньше, чем задний, то и пупок, открыт ли он или уже порядочно сужен, всегда помещается f. но не головной конец.

ближе к задней части, чем к передней. Так как питание происходит через его посредство, то голова растет быстрее, что согласуется с вышесказанным. Изучая рост в продольном направлении, нельзя утверждать, что задний конец растет наиболее медленно. Хотя он растет медленнее, чем головной конец, но всего медленнее образуется та часть в продольном направлении, которая соответствует пупку.* Постепенно голова получает характер поглощающего полюса; во второй половине эмбриональной жизни, когда область таза начинает расти сильнее, в этом можно видеть доказательство того, что теперь голова уже играет ингестивную роль и поглощает зародышевую воду.

Без сомнения, мне могут возразить, что в данном случае я вращаюсь в порочном кругу, говоря, что головной конец вследствие своего быстрого роста удален от пупка, как места восприятия питательного вещества, и удаление головного конца от пункта выделения рассматриваю как причину его быстрого роста. На это я должен заметить, что во всем этом параграфе я не столько отыскиваю причины развития, сколько обращаю внимание на согласованность процессов развития, что для нас вначале важнее, чем познание глубочайших основ процесса, так как последние трудно выяснить в полноте при начале исследования. Таким образом, и быстрое увеличивание головного конца впервые становится заметным тогда, когда процесс отшнуровывания уже значительно продвинулся вперед и голова далеко отстоит от пупка. Но мне хочется показать, что согласованность, которая наблюдается вообще между развитием переднего конца эмбриона и его верхней поверхности (§ 1, b этого схолия), основана на том, что к нему направляется ток питающей жидкости. Это явление выясняется совершенно, как скоро образуется головная шапочка; тогда поступающая кровь поступает к голове. Разумеется, более быстрое развитие отшнуровывания головы на переднем конце уже служит дока-

* Отсюда значительное выступание брюшной части.

зательством того, что на этом конце процесс образования идет сильнее. Мы должны принимать это просто как факт, покуда мы не можем установить определяющий момент, который дает одному концу тела эмбриона способность к образованию головы.

Позднее левая сторона тела эмбриона становится воспринимающей, как это подробно рассказано в «Истории развития», и, действительно, правая сторона развивается несколько быстрее.

g. Левая сторона тела эмбриона является воспринимающей.

С этой метаморфозой связан поворот эмбриона на его левую сторону, что зависит, если я не ошибаюсь, от другого важного и замечательного соответствия, которое можно выразить таким образом: воспринимающий полюс эмбриона всегда стремится удержать то же самое положение по отношению к желтку. Вначале воспринимающей является равномерно вся нижняя поверхность зародыша. Когда у эмбриона периферия получит воспринимающую роль преимущественно перед его средней частью, тогда эта периферия занимает нижнее положение. Хотя мы раньше с полным правом указали на выступание эмбриона над плоскостью зародыша как на результат относительно быстрого роста средней части против отстающей периферии, однако надо признать, что дальнейшее отшнуровывание и образование пупка есть нечто большее, чем отставание. Ведь если периферия стремится занять нижнее положение, то это стремление не может иметь иных последствий, как всестороннее отшнуровывание, т. е. именно то, что мы назвали образованием пупка. Таким образом, причина того, что брюшная половина тела животных не только образует шов, но и отшнуровывается, заключается в связи воспринимающей стороны с желтком. Позднее левая сторона становится более воспринимающей, чем правая, и при повороте эмбриона на левую сторону этот полюс принимает именно то положение, какое имел прежний воспринимающий полюс.

h. Воспринимающие полюсы различных направлений изменяют свое значение, и господствующий полюс занимает по отношению к желтку то место, какое занимал предшествующий господствующий полюс.

В следующем отделе (схол. V, § 3) будет рассмотрен важный вопрос о том, что всякое движение внутри тела позвоноч-

i. Вследствие поворота на левую

сторону возникает ассиметричность пластического аппарата.

ного животного направлено преимущественно в правую сторону, и будет указано, как это направление реализируется путем асимметричного устройства пластической части. Пока пластическая часть тела не отделена от анимальной, эмбрион совершенно симметричен. Но даже в первое время после отделения я не замечал никакого различия, кроме того, что с правой стороны этот процесс шел несколько быстрее. Но как скоро левая сторона становится более ингестивной, эта симметрия нарушается — и прежде всего в передней, более развитой части тела. Воспринимающая часть сердца отходит налево, и кровь через него идет в эмбрион в правом направлении. При этом сердце получает изгиб от средней части вправо. В то же время его деятельность протекает более энергично в сторону восприятия. Таким образом, кровь изливается в правом направлении. Как скоро средняя часть сердца преобразуется в сердечную камеру, и начинает биться сильнее, изменяется и его положение таким образом, что кровь выталкивается вправо. Верхушка сердечной камеры передвигается по дуге назад и влево. Вообще все более выступающая асимметрия основана, повидимому, на том, что все движущие силы действуют больше в правом, чем в левом направлении, что я более подробно указываю в схолии V, § 3, g. Желудок поворачивается своей кривизной влево, печень отходит вправо, так как на нее давит воротная вена. Селезенка переходит из среднего положения влево и заставляет поэтому предполагать, что ее функция носит выделительный характер. Таким образом, наступление асимметрии в пластической части есть лишь результат поворота эмбриона на левую сторону, что мы видим на всем эмбрионе и что, повидимому, зависит от преобладания ингестии на левой стороне всего зародыша.

k. Изгибание эмбриона сопровождается аналогичными явлениями при образова-

Нам уже известно, что эмбрион постепенно и в сильной степени изгибается, так что передняя часть его обращена назад, а задняя часть — наперед. И это явление, повидимому, отражается на всех основных органах — не только в том отношении, что они изгибаются, что само собой понятно,

но в том, что все отдельные образования или выросты в передней половине основных органов весьма значительно удлиняются назад, и все образования задней половины вытягиваются вперед. Таким образом, полушария мозга растут назад и покрывают полость третьего желудочка. Легкие, желудок удлиняются в заднем направлении. Слепая кишка, мочевой мешок, фабрициева сумка, происходящие из задней половины тела, удлиняются в переднем направлении.

нии внутренних частей.

Я не сомневаюсь, что можно указать еще немало аналогий между развитием основных органов и всего эмбриона, равно и между отдельными образованиями, происходящими от основных органов. Первоначальное сходство в строении конечностей так велико, что их можно назвать вначале совершенно тождественными. В «Истории развития цыпленка» я уже рассказал, как из одинаковой основной формы постепенно выступают различия, и как соответственные изменения образуются также в спинном мозгу. Между некоторыми сходными образованиями, как, например, отдельными частями мозга, сердца и т. д., также можно почувствовать первоначальное сходство, но я займусь этим вопросом в дальнейшем, так как эти аналогии более многочислены и выступают яснее, если просмотреть детально развитие большего числа животных форм.

l. Все различия в отдельных частях первоначально невелики.

Считаю нужным отметить, что для того, чтобы лучше уяснить развитие эмбриона в основной простоте, я сперва рассмотрел только формирование основных органов и их непосредственное обособление в различных разрезах. К таким образованиям относятся рассмотренные в § 2, е образовательные дуги. Но существует и другой ряд образований, которые отходят от одного основного органа к другому, и частью проходят через органы насквозь. Они предназначены для того, чтобы привести основные органы в непосредственное общение с окружающей средой. Сюда относятся органы высших чувств, которые выступают из нервной трубки в спинную трубку, образуемую мускульным слоем, пока они не достигнут кожного слоя, или последний не достигнет их. Эти органы не образуют ника-

m. Образования, проникающие из одного основного органа в другой.

ких открытых проникающих каналов, так как кожный слой сам обладает способностью воспринимать чувственные раздражения из внешнего мира. Поэтому эти органы дорастают только до кожи, либо кожа растет им навстречу. Иначе происходит дело с соответствующими образованиями слизисто-кожной трубки. Они носят проникающий характер и образуют рот, задний проход и жаберные щели. Последние представляют собою боковые прободения брюшных пластинок, первые же, т. е. рот и анальное отверстие, представляют собою срединное прободение их близ конечных границ, между спинными и брюшными пластинками.* Если такие образования не остаются внутри основных органов, то они следуют по проникающим образовательным дугам, которые обозначены нами на рис. 5 (табл. III) стрелками *x*, *y*. К ним не относится правило, что передние части развиваются назад, а задние — наперед (ср. данный §, k). Но основной закон движения от центральной линии к замыкающей линии влияет, повидимому, и на них, хотя несколько слабее, благодаря первоначальному направлению этих образовательных дуг. Так, глаза заметно уклоняются от центральной оси к спинной поверхности, то же в меньшей мере относится и к органам слуха, образовательные дуги которых уже с самого начала лежат более горизонтально.

n. Связи между обеими главными трубками.

Исключением из этого общего влияния первоначальных дуг развития являются, пожалуй, некоторые образования, которые связывают друг с другом обе основные трубки (схол. IV, § 2, а), как евстахиева труба, слезный орган, пла-

* Лягушки, развитие которых, как и развитие птиц, я изучил самым подробным образом, возбуждают у меня сомнение в том отношении, что общий выход для их жаберных полостей в более позднее время лежит на левой стороне. Эта особенность связана с более сильным развитием правой стороны и имеет свою аналогию с птицами. Однако остается неясным, действительно ли отработанная вода изливается этим путем. По крайней мере, позднее, когда образовались легкие, воздух идет более направо, чем налево.

вательный пузырь некоторых рыб и некоторые воздушные мешки у птиц. Эти образования, действительно, переходят из одной основной трубы в другую. Но их история развития очень темна, и для исследователя будет интересной задачей определить, в какой связи их развитие находится с первоначальными образовательными дугами.

о. Гистологическое обособление.

О гистологическом обособлении мне остается сказать лишь немного. О его действии можно судить только по результатам. Я уже заметил ранее (§ 2, d), что этот процесс всего сильнее идет в двойных трубках. Я указал при этом на явление обособления на отдельные слои, на отделение костей и мышц. Полагаю, что здесь дело идет, главным образом, о гистологическом обособлении, что по меньшей мере ясно для костей, имеющихся в сухожилиях многих рыб, а также для костей конечностей. У высших позвоночных кости позвоночника занимают такое положение, что образуют как бы внутренний слой для мускульного слоя, между тем как уже их отростки говорят за гистологическое обособление. Поэтому образование костей представляется мне результатом гистологического обособления, которое только по внешней форме примыкает к первоначальному обособлению.

Что касается до нервов, то уже из нашего рис. 5 (табл. III) ясно, что нервы, за исключением чувствительных нервов, образуются из мышечного слоя путем гистологического обособления, хотя последние являются выпячиванием нервной трубки. Серр полагает, что нервы растут от периферии к центру и подконец достигают спинного мозга, но такое развитие было бы противно всякой аналогии. Вероятно, нервы появляются сразу по всему своему протяжению, когда гистологическое обособление зайдет достаточно далеко, чтобы вызвать их появление. В «Истории развития цыпленка» сказано подробно, что путем наблюдения это выяснить невозможно. Еще менее можно сомневаться в том, что путем гистологического обособления возникает пластическая нервная система.

На этом я прерываю изложение, поскольку сущность гистологического обособления мне не известна. В то время, как у других животных вся нервная система имеет, повидимому, указанное выше происхождение, у позвоночных животных это относится только к ее периферической части.

КОРОЛЛЯРИЙ О СТРОЕНИИ И РАЗВИТИИ КОНЕЧНОСТЕЙ У ПОЗВОНОЧНЫХ

a. Строение конечностей.

При рассмотрении вопросов, затронутых в этом схолии, образование конечностей осталось почти совершенно не рассмотренным, так как я имел в виду представить возможно проще образование головной и туловищной частей. Та схема развития органов, которую мы выше сравнили по форме с восьмеркой, пригодна только для уяснения образования тела (включая голову), но не конечностей. Нормы развития последних мы хотим рассмотреть в особой связи, чтобы позднее применить этот материал при сопоставлении главнейших различий в развитии животных. Чтобы уяснить ход развития конечностей, мы должны сперва бросить взгляд на общие организационные особенности в строении конечностей животных.

Изучая тип строения конечностей, мы прежде всего замечаем внутренний костный ствол, окруженный слоем мышц, а сверху покрытый кожей, причем оба снабжены нервами и кровеносными сосудами. Костный ствол расчленен на много частей, и точно также расчленены и конечности. Последние либо прогрессивно развиваются, либо деградируют, и в таком случае их назначение — служить для движения животных — остается невыполненным. Такие конечности, исчезающие в процессе развития, имеются, например, у змей.

b. Первая форма — двучленные конечности.

Если мы обратим наше внимание на форму разных конечностей, и прежде всего — конечностей туловища, оставив в стороне их повторения в голове, то мы найдем здесь двучленные или четырехчленные конечности. У таких животных, как рыбы или китообразные, которые живут в водной среде,

уменьшающей вес тела, мы видим конечности, имеющие только один истинный сустав — именно в том месте, где конечность отходит от туловища. Суставы определяют расчленение тела, так как по ним формируются мышцы. Если даже конечность состоит из многих отдельных костей, то это обстоятельство имеет малое влияние на остальную организацию. Причина же этого расчленения заключается, повидимому, в неокончательно исчезнувшем сходстве с другими формами. Я не колеблясь считаю, что ласты китообразных и плавники рыб представляют собою единый член, хотя у первых есть кости, которые безусловно соответствуют плечу и предплечью наземных животных. У рыб внутри плавников нет костей, которым можно было бы приписать это значение, но таковые имеются по другую сторону сустава, в части, связанной с туловищем. Плотно примыкающую к туловищу и невидную снаружи часть конечности я называю «туловищным членом» или «коренным членом», а выступающую часть конечности, за неимением лучшего названия, я называю «концевым членом». Назначение последнего — непосредственно действовать в той внешней среде, в которой данное животное должно двигаться. Описанная форма конечностей несет несколько рядов костей, которые, будучи связаны плотной кожей, образуют широкие лопасти, ударяющие по воде. В такой форме они называются «плавниками».

c. Вторая форма — 4-членные конечности.

У тех позвоночных животных, которые должны двигаться по твердому субстрату и носить свое тело, конечности имеют еще по две средних части. Таким образом, туловищная часть остается всегда связанной с туловищем, концевая часть целиком или частично соприкасается с землей, а средние части конечности поддерживают туловищные части, а вместе с ними — и все туловище.

d. Концевая часть конечности.

Концевая часть конечности, или концевой член, который служит для движения по земле, состоит из отдельных рядов костей. В каждом ряду костей имеются свои подчиненные суставы, так что эта часть представляет несколько рядов рыча-

гов. Часто лишь небольшая часть этих рычагов, именно, самые передние, опираются на субстрат, а кроме того имеются еще и обе указанные средние части конечностей. Такая часть конечности, представляющая систему рычагов, называется «рукою» или «ногою» — в зависимости от того, может ли один ряд рычагов противостоять другим, или нет.

Для движения в воздухе, который слишком тонок, чтобы держать вес туловища, также нужны средние части конечностей, так как в данной среде надо ударять не только назад, но и вниз. Раздельные кости не дают для этого нужного сопротивления. Поэтому при плавании в воздухе конечная часть снова преобразуется в плоскость, при этом кости претерпевают изменения, либо удлиняясь (летучая мышь), либо укорачиваясь (птицы), и кожа — с придатками или без них (перья) — образует плоскую поверхность, которая способна складываться. Такую концевую часть конечности мы называем «крылом».

Не считая нужным входить более подробно в строение концевой части конечности, добавлю, что строение этой части очень характерно в связи со свойствами той среды, в которой данная конечность работает, чтобы обеспечить животному возможность передвижения. Таким образом, характер конечностей обусловлен внешним миром. Заметим для дальнейшего, что чем резче выражена связь концевого члена с подвижной средой, тем больше конечность направлена назад. Вспомним о плавниках рыб и китообразных, о крыльях птиц и летучих мышей, о ластах тюленей. Если конечность предназначена для движения по твердой земле, то при высоком развитии ее концевая часть вынесена вперед.* При незначительном развитии конечностей, когда они мало поддерживают тело, они

* На рис. 7 направление вперед не показано, так как это поперечный разрез. Я представил здесь концевую часть обращенной непосредственно вниз, как она поставлена в большей части своей длины у тех животных, которые носят тело высоко над субстратом.

направлены в стороны, как бывает в той или иной степени у рептилий. При непосредственной связи этой части конечностей с внешним миром, я охотно дал бы концевому члену какое-либо общее название, которое выражало бы эту связь, но я не мог подыскать достаточно подходящего короткого названия. Поэтому приходится остановиться на выражении «концевой член».

Итак, концевые части или члены конечностей (принимая во внимание обе главные формы их), в зависимости от влияния окружающей среды, суть плавники, крылья, ноги или руки, причем все эти формы конечностей разделяются в свою очередь на подчиненные части, каковы: коренная часть (руки или ноги), средняя часть (руки или ноги) и концевая часть (пальцы на руках и ногах). Эти подчиненные части либо не имеют суставов, следовательно вовсе неразвиты, либо имеют в той или иной степени развитые суставы.

е. Туловищная часть конечности.

Туловищная часть конечности (плечевой и тазовой пояса) хотя и не может стоять в противоречии с концевой частью, но, повидимому, зависит ближайшим образом от строения тела. Обычное положение этих частей — в передней и задней половинах туловища, почему конечности называются грудными и брюшными. Но у большинства видов рыб брюшные плавники лежат впереди грудных или под ними, а нередко их вовсе не бывает. Если сравнить строение рыб в смысле их движений со строением других позвоночных животных, то мы заметим, что главным отличием будет способность рыб двигаться преимущественно при помощи внезапных изгибов задней части тела. С этим связано почти всюду наблюдаемое боковое уплощение туловища и увеличение средней плоскости тела благодаря присутствию спинных, проходных и хвостовых плавников. При таком способе передвижения передняя часть туловища служит относительно надежной опорой при движении. В связи с этим у тех животных, у которых опорным пунктом для движения служит передний конец тела, брюшные плавники лежат не в задней части тела, но

смещены далеко вперед. Что их положение, действительно, определяется этим обстоятельством, видно из того, что брюшные плавники в целом лежат ближе к голове: 1) у тех рыб, которые обладают длинным хвостом, 2) у тех, которые имеют очень большую голову, следовательно, у которых опорный пункт для движения вынесен далеко вперед. Исходя из этого взгляда, можно довольно точно определить местонахождение брюшных плавников, если показать на таблице форму тела рыбы и положение проходного отверстия (для указания длины хвоста). Если, например, туловище рыбы выше всего в области грудных плавников, то при изгибах тела эта часть будет опорным пунктом, следовательно, брюшные плавники будут лежать непосредственно под грудными. Если голова невелика, брюшная полость вытянута, тело всюду одинаковой высоты, или выше в средней части, то брюшные плавники будут лежать позади грудных. Опорный пункт движения влияет также и на положение грудных плавников: оставляя в стороне тех хрящевых рыб, у которых, благодаря особому строению шейной части, грудные плавники отодвинуты от головы, мы находим, что коренная часть конечностей тем теснее связана с головой, чем последняя больше. Если голова мала, как, например, у угря, и тело при этом длинное, то коренная часть грудных плавников значительно сдвинута от головы назад. У рода Petromyzon опорный пункт находится в передней части тела в пределах ротовой полости, так как эти рыбы присасываются ртом, причем их тело, прикрепляясь передним концом, колеблется в разные стороны. Здесь грудной плавник совершенно отсутствует; это, как нам кажется, зависит от того, что он стремится переместиться в самый передний конец, как бы находясь здесь совместно с челюстями.*

Вышеуказанное надо было предпослать нашему изложению, чтобы при установлении общей формы туловищных частей

* Этой причиной нельзя, разумеется, объяснить отсутствие брюшных плавников у всех голобрюхих рыб.

конечностей (иначе — коренных членов конечностей) применить эти данные. Костная часть каждой пары коренных членов образует, повидимому, кольцо, которое у позвоночных (оставляя в стороне черепах) окружает обе главные трубки тела или оба связанные с ними костные кольца туловища. Рис. 7 на табл. III поясняет эту связь: *de*, *ed* образуют вместе кольцо, которое обнимает костные кольца скелета. Если мы обратим внимание только на коренную часть передних конечностей, то мы найдем, что этот рисунок не вызывает возражений. Верхняя замыкающая кость (лопатка), (рис. 7, *d*) подходит своим верхним краем к остистым отросткам позвонков. У костистых рыб эта кость непосредственно примыкает к черепу, т. е. к расширенным остистым отросткам черепного позвонка, у многих скатов верхние кости плечевого пояса примыкает к остистым отросткам позвонков, а у Torpedo даже смыкаются над позвоночником. У легочных животных хотя эти кости и не соединяются с остистыми отростками, но приближаются к ним и прикрепляются при помощи мускула, прикрывая по крайней мере верхние дуги позвонков так, что, будучи удлинены, они достигли бы остистых отростков. Таким образом, костное кольцо сверху не вполне замкнуто. Снизу проходит другая смыкающая кость (ключица), которая, как правило, является двойной, но нередко совершенно отсутствует; она достигает смыкающей линии основной нижней трубки.

Мускулы, которые принадлежат туловищной части конечностей, занимают гораздо больше места, чем узкое костное кольцо, и образуют пласт, прикрывающий мускулы туловища. Мускулы и кости вначале представляют собою индиферентную массу, и насколько далеко заходят мускулы (позволяю себе это выражение), настолько далеко заходят и кости. Принимая во внимание то общее расположение, которое бросается в глаза при изучении передних конечностей и относя это также и к задним конечностям, можно представить себе, что туловищная часть конечностей образует третье, хотя и менее совершенное,

кольцо, которое окружает обе мышечных трубки (спинную и брюшную).

Здесь нам могут возразить, что задние конечности не отвечают указанной выше форме. Часто считают, что туловищные части конечностей, да и сами конечности, представляют собою лишь повторение ребер, в каком случае высказанный нами выше взгляд был бы совершенно ошибочным. Здесь речь идет, главным образом, о костях таза. Действительно, у большинства сухопутных животных таз непосредственно окружает брюшную полость, и поэтому кажется, что он имеет значение сросшихся ребер. К этому присоединяется, что кости таза довольно часто вовсе не выдаются, или очень мало выдаются над поперечными отростками тазовых позвонков. Однако плечевая часть передних конечностей, как и тазовая часть задних конечностей, несомненно, суть модификации той же самой основной формы. Если таз представляет собою модификацию ребер, то то же самое должен был бы представлять и плечевой пояс.

Мы прежде всего подчеркиваем, что плечи, или плечевой пояс, и таз, или тазовой пояс задних конечностей, образованы по тому же основному типу. Это положение настолько общепринято, что не нуждается ни в каких доказательствах. Вспомним только, насколько эти части сходны у ползающих амфибий и что они наиболее сильно отличаются у рыб, у птиц и у некоторых млекопитающих.

Плечевой пояс лежит всегда снаружи, на костных дугах туловища, но никогда не находится внутри костной трубки (если мы представим, что эти костные дуги образуют сплошную костную трубку). Таз же хотя и принимает участие в образовании этой трубки, но далеко не всегда. У рыб верхняя часть таза очень часто не развита. Однако там, где она имеется, она покрывает костные кольца туловища. Это замечается у некоторых акул и скатов, где она длиннее, возвышаясь над телами позвонков. У этих рыб, разумеется, ребра мало развиты. У некоторых костистых рыб, как Gasterosteus aculeatus и Exocetus volitans, кости таза ясно налегают на ребра.

Отсюда мы можем заключить, что если у высших животных, где таз находится на задней оконечности туловища, он не покрывает ребер, то это происходит потому, что у всех животных, как можно увидеть на примере рыб, образование ребер на заднем конце туловища снимается.

У трех высших классов позвоночных тазовой пояс примыкает к части позвоночного столба (тазовые позвонки) и, повидимому, в силу этого существенно отличается от плечевого пояса. Если мы примем во внимание, что такое прилегание является перестройкой общей формы, которой это отношение не присуще, то следует указать, на чем, собственно, оно основано.

Я думаю, что здесь можно указать два влияния, которые действуют в этом направлении. Первое вытекает из вышеприведенного положения и говорит, что *чем больше опорный пункт опирается на то место, которое первоначально принадлежало конечности, тем теснее эта конечность связана с позвоночным столбом.* У высших животных опорный пункт движения помещается на заднем конце туловища. Это основано на глубоких свойствах организма. Наиболее замечательным представляется, что оно согласовано с развитием центральных частей нервной системы, так как мы находим, что чем более головной мозг господствует над спинным, тем более фиксирован опорный пункт движения на противоположной части туловища. Если же по какой-либо причине опорный пункт будет перемещен в область таза, то, согласно вышеуказанным положениям, принадлежащая сюда конечность должна получить более прочную опору. В самом деле, мы находим, что у амфибий, где опорный пункт в задней части тела занимает менее определенное положение и вообще менее фиксирован, прикрепление остается лишь слабым. Я имею в виду саламандр, черепах, хамелеонов и других ящериц. У прыгающих лягушек конечности прикреплены более прочно. Но прочнее всего конечности прикреплены у птиц,

у которых с возрастом нередко наблюдается даже действительное срастание.

Вторая причина своеобразия задних конечностей, мне кажется, заключается именно в том, что они — задние. Различие в характере движений для обеих пар конечностей вытекает, собственно, уже из их первоначального положения в отношении к направлению движения. Воля животного направляет его движение вперед, а впереди животного имеется лишь субстрат, по которому оно движется. Первая пара конечностей находится впереди туловища, вторая пара — позади туловища. Назначение первой пары заключается в том, чтобы тянуть туловище вперед, причем туловище мы можем рассматривать как некий груз, имеющий определенный центр тяжести. Передние конечности передвигают этот груз или приподнимают его при выпрямлении животного. Назначение второй пары, находящейся позади центра тяжести, — толкать тело; а при выпрямлении — подпирать его (а также при прыжках). Обе пары конечностей в отношении центра тяжести занимают, таким образом, противоположное место, что ясно уже из расположения их туловищных или коренных частей. Передние кости образуют плечевой пояс, который у позвоночных (исключая рыб) лежит, если смотреть сверху вниз, в наклонном положении — сзади наперед; задние же кости лежат в направлении спереди назад.* Из этого первоначального различия следует, как мне кажется, что задняя конечность, прилегая к туловищной части скелета, стремится примкнуть к стволу позвоночника как к опоре всего тела. Только поэтому она и может служить опорой телу. Но тазовый пояс прилегает к стволу позвоночника не непосредственно, поскольку тазовой пояс в своей первоначальной форме развивается не из ствола позвоночного столба, и тем менее из его нижней части, но посредством поперечных отростков позвонков, которые выступают

* Уже из этого понятно, что туловищные части конечностей отвечают не одному туловищному кольцу, но нескольким.

навстречу тазовым костям. Эти поперечные отростки отходят у большинства высших животных не от верхних дуг позвонков, но лежат совершенно горизонтально и отходят непосредственно от тел позвонков.*

Прилегая к поперечным отросткам задней части позвоночного столба, *тазовые кости, несомненно, приобретают также природу ребер*, тем более, что истинные ребра здесь с самого начала отсутствуют. Но тазовые кости не ограничиваются только ролью ребер. Это видно из того, что 1) мускулы, отходящие от тазовых костей к верхней части бедра, явно отвечают мускулам, которые простираются от лопатки к плечевой кости, а лопатка есть кость, лежащая на ребрах; 2) тазовые кости в большинстве случаев выступают над поперечными отростками позвонков. Это лучше всего видно на тазовых костях птиц. У них верхний край тазовых костей доходит до остистых отростков и часто срастается с ними. Однако у большинства млекопитающих и у человека не видно или мало видно, что тазовое кольцо выдается над нижним кольцом скелета туловища.

После всего вышеуказанного, я полагаю, можно изложить общие результаты следующим образом. *Туловищные части конечностей образуют покров, окружающий обе главные трубки туловища, причем покров этот в средней части корпуса более или менее прерывается, сосредоточиваясь на переднем и заднем концах тела. Каждая конечность тем более тесно связана с позвоночником, чем более фиксирован в дан-*

* Под поперечными отростками не всегда подразумевают одно и то же, чего я здесь, однако, не могу касаться подробнее. Когда в этой книге идет речь о нижних дугах позвонков у позвоночных животных, я прошу разуметь под этим не все, что носит название поперечных отростков. Большинство поперечных отростков у высших животных лежит посредине между брюшной и спинной трубками.

ном месте опорный пункт движения. Если то место, к которому, согласно общему плану строения, должна примыкать данная конечность, очень неустойчиво, то конечность вовсе не развивается, или передвигается в сторону, к тому месту, на которое падает опорный пункт. Из положения конечностей по отношению ко всему корпусу следует, что задние конечности имеют назначение толкать и двигать тело, передние — тянуть и поднимать его.* Вследствие этого задние конечности имеют склонность опираться на поперечные отростки позвонков, а передние конечности, служащие для передвижения, — на остистые отростки позвонков. Части задних конечностей, благодаря своему месту прикрепления, играют кроме того роль ребер.

f. Средние члены конечностей.

О средних членах конечностей приходится сказать немного. Их имеется по два: верхние (плечо и бедро) и нижние (предплечье и голень). Между ними имеется сустав (локтевой и коленный). Сустав, который связывает эти кости с концевой частью (суставы кисти и стопы), можно назвать «концевым суставом». Верхняя часть среднего члена всегда состоит из одной кости, нижняя часть среднего члена состоит по большей части из двух костей, так что отношение, существующее между верхними и нижними смыкающими

* Из этих отношений, как кажется, вытекает, что передние конечности имеют больше задатков приспособляться к жидкой среде. Из них образуются более сильные плавники, и только они служат в качестве крыльев, когда животные могут не только прыгать, но подниматься на воздух и плавать в нем.

костями туловищного члена, повидимому, повторяется и в среднем члене конечности. Однако оставим это на предмет выяснения и заметим только, что в общем чем несовершеннее устроена у некоторых животных нижняя смыкающая кость туловищного члена, тем легче исчезает у них одна из двух костей нижней части среднего члена, особенно на передних конечностях. Мы хотим лишь показать, что строение средних членов обусловлено строением туловищных и конечных членов. Если концевые члены обращены своими концами наружу, то они сочленены с обеими костями среднего члена. Если же они могут значительно изменять свое положение, то они сочленены преимущественно с одной костью, и последняя обладает способностью вращаться вокруг второй кости, более тесно связанной с верхним членом. Если же они всегда обращены только вперед, то участие в образовании конечного сустава принимает только одна кость, вторая же либо не развивается, либо только прилегает к суставу. Но если направление конечного члена обусловлено теми элементами, с которыми он связан в своих действиях, то он в свою очередь действует определяюще на образование средних членов, в особенности нижнего из них. Влияние туловищного члена также представляется мне ясным. В целом, направление верхней части среднего члена противоположно направлению туловищного члена (в его костной части) и таким образом, как мне кажется, чем больше передний туловищный член направлен сзади наперед, тем более его средний член в верхней своей части направлен спереди назад, и чем более задний туловищный член направлен спереди назад, тем более верхняя часть его среднего члена наклонена сзади наперед, как будто верхние кости средних членов хотят приблизиться к центру тяжести, в то время как туловищные члены своими нижними концами отклонены от центра тяжести. Вследствие указанного средние суставы конечностей обращены своими разгибательными сторонами друг к другу, что наглядно представлено на нашем рисунке ниже (стр. 276). В тех случаях, когда туловищные члены зани-

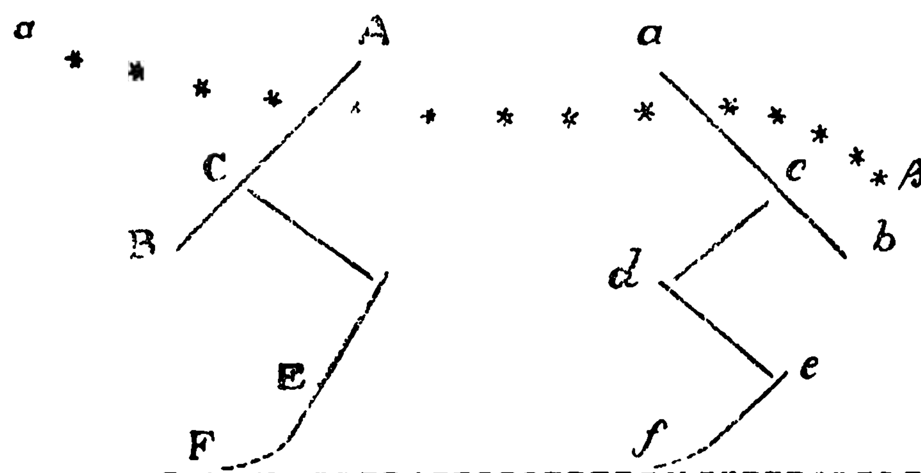
мают более отвесное положение, средний сустав сильнее обращен наружу, что в особенности замечается у амфибий, положение глубоко-опущенного тела которых, повидимому, связано с положением вывернутых наружу локтевых и коленных суставов. Различие в направлении средних членов конечностей и их соответствие с туловищными членами конечностей особенно показательно у лягушки. Нижние кости среднего члена имеют с верхними костями того же члена противоположное направление. Следствием (а может быть, причиною) этого является то обстоятельство, что концевой сустав находится непосредственно под туловищным суставом, средний же сустав обращен наружу или внутрь — к центру тяжести, т. е. на передних конечностях он направлен назад, на задних — наперед. Концевой сустав имеет важное отличие, которое заключается в том, что направление концевого сустава не зависит от других частей конечности, но связано с внешней средой. Если бы здесь было простое противопоставление членов, как в других случаях, то концы конечностей были тем сильнее повернуты друг к другу, чем больше средние члены обращены друг к другу, — именно, у тех животных, которые лучше всего носят свое тело. Но у таких животных концы конечностей самым определенным образом обращены вперед, чтобы животное могло двигаться по субстрату. Если бы в данном случае концы передних и задних конечностей были бы обращены в противоположные стороны, то их движение отводило бы корпус животного назад. Задний концевой сустав есть тем более одноосный сустав с разгибательной стороной, обращенной назад, чем больше разгибательная сторона коленного сустава обращена вперед, так как концевой член конечности получает вследствие этого от нижней части среднего члена движение в противоположном направлении. Поскольку концевой сустав передней конечности является противоположностью задней конечности, его сгибательная сторона обращена назад. В самом деле, млекопитающие, с четырехчленными конечностями сгибают концевую часть передней ноги назад, и, отдыхая, обыкновенно

принимают это положение. Но так как при ходьбе концевая часть передней ноги должна быть обращена вперед, то она может изгибаться также и в этом направлении, и таким образом сустав из типичного одноосного сустава преобразуется в сустав особой формы. Это преобразование тем определеннее, чем менее самостоятельности имеет средняя часть передней конечности. А именно, если средняя часть ноги очень длинна (копытные), то эта средняя часть при ходьбе получает вертикальное положение, и концевой сустав имеет довольно хорошо выраженную разгибательную сторону, обращенную вперед. Но чем короче средняя часть передней ноги (Plantigraden), тем больше принимает она участия в направлении пальцев, и хотя сустав, обладая цилиндрической головкой, относится к одноосным суставам, но он не имеет определенной разгибательной стороны и образует поэтому переход к свободному суставу. Если к этому еще присоединяется способность к боковому вращению, которая более или менее свойственна этому суставу, то характер свободного сустава выражен совершенно.

Чтобы представить нагляднее, как внешняя среда определяет направление концевых частей конечностей, как строение туловищной части зависит от туловища и как оба совместно определяют форму лежащего между ними сустава, а вместе с тем и положение средних частей конечности, я привожу (на стр. 276) рисунок, где простыми линиями показан тип конечностей животного, идущего по твердому субстрату и несущего свое тело.

Я должен был осветить строение конечностей позвоночных животных, чтобы позднее сравнить их с конечностями членистых животных, так как это сравнение в значительной степени служит для установления определенного взгляда на отношения между позвоночными животными и животными с расчлененным телом. Вопрос о развитии челюстных костей можно было бы и не затрагивать, если бы он не был связан со взглядом на образование конечностей. Челюсти и различные модификации конечностей, очевидно, принадлежат к одному и тому же основному типу, что после Окена признали и мно- g. Челюсти.

гие другие естествоиспытатели, поскольку они вообще не отрицают существования основных признаков общего типа, из которого развивается все разнообразие строения. Челюсти по своей природе настолько приближаются к ребрам, что могут служить основой для взгляда на конечности туловища как на усиленные ребра. Поэтому я позволю себе сделать несколько замечаний по поводу челюстей.



αβ — представляет ствол позвоночника; *A*, *a* — оконечности туловищных частей, обращенные к смыкающей линии спины; *B*, *b* — оконечности туловищных костей, обращенные к смыкающей линии брюха; *AB*, *ab* — туловищные части конечностей; *C*, с — туловищный сустав; *CD*, *cd* — верхние части средних членов; *D*, *d* — средний сустав; *DE*, *de* — нижние части средних членов; *E*, *e* — концевой сустав; *F*, *f* — крайние части концевого члена; *EF*, *cf* — концевой член конечности.

Рассматривая конечности, мы признали, что их туловищные члены по своей природе могут быть сопоставлены с ребрами и что в тех случаях, когда конечности прилегают к позвоночному столбу, они принимают своей внутренней поверхностью характер ребер. Что же касается до наружной поверхности, то здесь туловищные члены остаются верными своей первоначальной особенности — образовывать наружную дугу, но так, что лишь одна конечность выполняет это двойное назначение, в связи с тем, что она стремится дать более проч-

ную опору весу всего тела. Это мы можем применить и к челюстям. Они не поддерживают скелета головы, но их назначение — схватывать, удерживать и раздроблять пищу. Это возможно в том случае, если челюсти подвижны по отношению друг к другу. Раздробление пищи наилучшим образом будет достигаться в том случае, если одна пара этих членов срастается со скелетом головы, чтобы противопоставить прочную опору давлению другой пары. И в самом деле, мы видим, что верхние челюсти прирастают к черепу. Таким образом, мы имеем в голове такую пару челюстей, которая, как правило, сращена с другими костями черепа (за исключением низших позвоночных), в то время как другая пара челюстей остается подвижной; подобно этому и на туловище также имеются (опять-таки за исключением низших позвоночных) одна приросшая и одна свободная пара конечностей. В голове прирастает передняя пара членов, в туловище — задняя пара (кости таза), но это не снимает аналогии, напротив, утверждает ее, так как мы имеем здесь на обоих концах тела повторение того же сходства, которое проявляется и во многих других случаях. Не следует упускать из виду, что в связи с образованием мозга череп в передней части развит сильнее, чем в задней, и потому спереди он представляет больше возможностей дать прочную опору для подвижных челюстей; верхние челюсти прирастают к костям черепа на том же основании, на каком пояс задних конечностей прирастает к позвоночнику. В самом деле, мы находим, что у тех животных, у которых передняя часть мозга особенно сильно развита — у млекопитающих — верхние челюсти плотнее срослись с черепом, чем у других классов животных, где эти челюсти более или менее подвижны. Здесь наблюдается большое сходство с тем, что установлено для задних конечностей. Боковые стенки носовой полости имеют ясное сходство с нёбными дугами, а эти последние с нисходящими крыловидными отростками основной кости, все они суть стенки пластической полости, и, вероятно, являются нижними дугами черепных позвонков,

что на основной кости особенно заметно. Альвеолярные края верхней челюсти, которые выдаются над местом смыкания нижних дуг черепных позвонков, явно имеют другое значение, а именно наружного листка верхней челюсти высших животных. Челюстная полость млекопитающих представляется мне пространством между той частью верхнечелюстных костей, которые первоначально имели значение нижней дуги черепного позвонка, и между нижней челюстью, которая однозначна конечностям.

Таким образом, мы отметили, что верхняя челюсть высших животных имеет двойное назначение, как и таз высших позвоночных. Чтобы показать, как это отношение постепенно развивается, мы избираем другой путь.

Если мы обратимся к тем позвоночным животным, которые ближе всего стоят к основному типу, т. е. к рыбам, то мы найдем, что у них челюсти построены весьма разнообразно. У большинства рыб обе челюсти могут вытягиваться вперед и не срастаются. И вместе с тем рыбы такие животные, у которых тазовые кости не соединены с позвоночником. Конечности, как мы выяснили, имеются двух типов: такие, которые не носят тела, и такие, которые могут носить тело. Первые действуют, просто отталкиваясь от той стихии, в которой движутся, причем задний конец позвоночного столба постоянно принимает участие в этом движении. И только вторым (хотя и не всем) свойственна способность схватывать предметы окружающей среды и таким образом передвигать их к своему телу. У первых конечности двучленные, у вторых четырехчленные. По строению челюстей также можно различить две главные формы. В первом случае мы различаем во всем челюстном аппарате лишь один сустав, как у млекопитающих и некоторых амфибий, во втором случае видим два сустава, как у всех тех форм, у которых имеется по суставу на обоих концах подвижной квадратной кости, либо, в редких случаях, даже три сустава, как у осетра. Но верхний сустав, повидимому, не входит в понятие задних челюстей, а именно, часть головного скелета, которую мы называем височно-чешуйчатой

костью, повидимому, относится еще к составу костей головы, как уже неоднократно утверждали натуралисты. К такому толкованию можно присоединиться, если принять во внимание, что височно-чешуйчатая кость часто примыкает к черепной коробке, но большею частью прикрывая только края других костей чешуйчатым швом, иногда же она находится вне черепной полости и даже, как, например, у настоящих змей, лежит на черепной крышке совершенно свободно и подвижно. Я не вижу никаких оснований считать эту кость у змей за сосцевидную кость. Да и какое отношение сосцевидная кость имеет к суставу? Ясно, что для головы — это лопатка, обладающая в нижней своей части настоящим суставом, а в верхней своей части, не имея вполне развитого сустава, прилегающая к тому месту, где находятся остистые отростки головных позвонков. История развития также, повидимому, указывает, что при образовании головы высших животных к ней присоединяется нечто такое, что первоначально не принадлежит к черепным позвонкам. А именно, вначале совершенно отчетливо различается в задней части скелета головы расчленение на позвонки. Но затем это расчленение вдруг становится неясным, как будто бы появились какие-то новообразования. Таким образом, если причислить к челюстному аппарату, именно к аппарату нижней челюсти, еще одну часть, которая в большинстве случаев связана с черепом, то мы получим следующие главные отделы, характеризующие образование челюстей: прежде всего назовем коренной член, который здесь является черепным членом и соответствует туловищному члену настоящих конечностей; далее следует концевой член, который непосредственно схватывает добычу. Между ними помещаются иногда два средних члена. В такой форме челюсти совершенно соответствуют форме конечности. Впрочем, в челюстном аппарате два средние члена встречаются редко, много чаще имеется один средний член, обе стороны которого связаны подвижно (у большинства рыб, у всех птиц, очень часто — у амфибий). У костистых рыб с вытянутыми челюстями

различают еще неясный средний член между коренным суставом, который связывает череп с квадратной костью, и концевым суставом.

Таким образом, в строении челюстей мы находим те же основные отрезки, что и в строении конечностей, и если челюсть имеет только один средний член, то это объясняется различием между челюстными и туловищными конечностями. Подобно тому, как среди настоящих конечностей мы находим двучленные и четырехчленные, подобным же образом имеется и различное число членов в строении челюстей, а именно — четыре члена (осетр), три и два члена. Повидимому, во втором случае нижняя часть среднего члена содержится в концевом члене, на что указывает строение концевого сустава, который имеет суставную головку наверху, а суставную чашку — внизу, как средний сустав конечностей. При двучленном строении челюстей суставная головка принадлежит то конечному члену (у млекопитающих), то коренному члену (у черепах, батрахий, крокодилов), так что в первом случае средний член слит с конечным членом, а во втором случае — с коренным членом. Совершенно то же самое находим мы и в строении двучленных конечностей туловища, где средние члены сращены то с коренным членом (рыбы), то с концевым членом (китообразные).

Таким образом, можно отчетливо установить сходство в строении конечностей со строением костей нижней челюсти. Гораздо короче можно доказать, что нижняя челюсть охватывает нижние дуги головных позвонков. На это указывает аппарат подъязычной кости — от рыб до млекопитающих. Навстречу этому аппарату выступают сверху другие также перекрытые удлинения костей. Всего лучше эти отношения видны на черепе китообразных, а именно, мы видим здесь позади нижних крыльев клиновидной кости совершенно подобные же нижние крыловидные отростки задней основной кости, которые, очевидно, продолжают ряд нижних дуг. У копытных эти отростки более узки — это так называемые грифельные

отростки задней основной кости. У высших же млекопитающих имеется на каменистой кости шиловидный отросток. В общем, в заднем отделе головных позвонков нижние дуги неразвиты; мне представляется, что это происходит потому, что, как показывает история развития, здесь образовался рот; можно принять, что в зависимости от того, прорезался ли рот ближе кпереди или кзади, последний или предпоследний позвонки в области своей нижней дуги остались неразвитыми.

Наконец, можно привести доказательства, что верхние и нижние челюсти первоначально сходны между собой. Если мы обратимся к хрящевым рыбам, то найдем, что верхняя и нижняя челюсти разделены лишь в своей концевой части, средние и коренные члены — общие. У костистых рыб с выпячивающимися вперед челюстями средний член постепенно разделяется на два ряда отдельных косточек. У рыб, у которых челюсти не выпячиваются и у которых кости верхней челюсти бывают обыкновенно крупнее, это разделение выражено еще сильнее. Верхняя челюсть, которая прилегает к черепу, теряет свой собственный концевой сустав, но находится еще в связи со средним членом (квадратной костью) при помощи скуловой дуги, и от этого места еще подвижна (птицы и многие амфибии). Наконец, скуловая дуга примыкает к чешуйчатой кости, откуда видно, что коренной член для обеих хрящей является общим. Таким образом, я полагаю, что скуловую дугу, которая вообще трудно истолковывается, лучше всего понимать как бессуставный средний член верхней челюсти.

Таким образом, чем выше мы поднимаемся по лестнице животного царства, тем больше отделяется верхняя челюсть от нижней и прилегает к нижним дугам передних черепных позвонков, причем примыкает к ним и принимает участие в их морфологических связях, наподобие того, как таз принимает участие в судьбе ребер.

h. Развитие конечностей.

Если мы обратимся к рассмотрению с морфологической точки зрения развития конечностей, то я должен прежде всего

заметить, что я знаком лишь с конечностями сухопутных животных, следовательно, с типом четырехчленных конечностей. Вначале своего развития они кажутся очень похожими друг на друга, как я наблюдал это на конечностях ящериц, птиц, овец, свиней, кроликов, собак и человека. Даже крылья птиц в начале развития совершенно схожи с ногами птиц и конечностями ящериц. Прежде всего показываются узкие, простирающиеся в длину образования, которые удивительно длинны и позволяют думать, что конечности по первоначальной идее относятся ко всему туловищу. На это указывает утолщение спинного мозга по всей длине туловища, утолщение, которое позднее концентрируется на переднем и заднем концах. Эти образования сперва лежат только на брюшных пластинках и разрастаются вверх и вниз. Повидимому, место образования коренного сустава возникает прежде всего, а отсюда происходит развитие туловищного члена в направлении вверх и вниз; отсюда позднее видно, что конечность принадлежит не только брюшным пластинкам, но является общей для обеих главных трубок. Вскоре в области коренного сустава образуется выступ, и мы видим, как развиваются в направлении наружу и другие части конечности. Выступ несколько изгибается книзу и разделяется на круглый стволик и плоскую пластинку. Пластинка — это будущий конечный член, стволик — это оба средних члена. В таком виде все конечности еще схожи, ясные суставы у них отсутствуют. Затем стволик образует обращенный наружу угол — это будущий средний сустав. Отсюда видно, что в первоначальном виде средний сустав, как указано выше, имеет разгибательную сторону, обращенную во вне. В «Истории развития цыпленка» подробно рассказано, как оба средних члена получают свою индивидуальность, причем сперва отделяется от нижней части среднего члена конечный член и обособляется конечный сустав. Здесь же я хотел лишь выяснить, в каком отношении развитие конечности находится к общей схеме развития туловища, и указать, что это развитие нельзя

рассматривать как простое повторение брюшных пластинок.

То, что сказано о развитии верхней или передней челюсти, вполне согласуется с высказанным мною взглядом, что это конечность, которая прилегает к другим костям черепа и с ними срастается. Напротив, в истории развития нижней челюсти можно найти указания, что по существу это ребро. Жаберные дуги суть отдельные отрезки брюшных пластинок, и если в них без дальнейшего изменения развивается кость, то мы должны назвать их ребрами. Таким образом я утверждаю, что нижняя челюсть образуется из первой пары жаберных дуг. Я с радостью заметил уже при работе над «Историей развития», что первая жаберная дуга утолщается путем отложения нового вещества. Еще яснее я увидел это позже — при изучении зародышей млекопитающих, и сообщил об этом в «Archiv für Anatomie und Physiologie» Меккеля (год 1828, тетрадь I). Таким образом, утолщение первой жаберной дуги происходит не путем ее равномерного разрастания во все стороны, но вследствие отложения вещества под кожей, откуда видно, что сосудистая дуга лежит глубоко внутри. Таким образом, и в данном случае челюсть представляет собою прилегающую к жаберным дугам часть, так же как ее коренной член (т. е. верхняя челюсть) образуется как прилегающая часть черепа.[53]

КОРОЛЛЯРИЙ
О ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОМ РАЗДЕЛЕНИИ И РАЗРАБОТКЕ АНАТОМИИ

История развития дает нам повод заняться вопросом о последовательном изложении материала при изучении анатомии. После бессмертных трудов Биша принято отделять общую анатомию или учение о различных тканях, названное недавно гистологией, от описания отдельных частей. В описательной части принято излагать в последовательном порядке сведения

о сходных частях или так называемых органических системах, а затем сведения об несходных частях — отдельных органах. Такое разделение непоследовательно, так как в этом случае сходство основывают на сходстве внутреннего строения или на сходстве тканей, а несходство основывают на несходстве внешнего вида. Руководясь первым правилом, считают, что мозг нельзя отделять от нервов. Но это тоже непоследовательно, так как сердце, изучаемое вместе с сосудами, имеет другое тканевое строение, чем сосуды. Так поступают вследствие наличия внутренней связи и совместного действия. Таким образом, в основе данного разделения лежит по преимуществу биологический принцип. Но это также непоследовательно, потому что все части руки, например, работают совместно, но кости руки изучаются в связи с другими костями, мускулы — в связи с другими мускулами. Легко видеть, что с таким же правом можно было бы особо трактовать мускулы желудка, но, однако, так не делается, потому что их нельзя обособить, последнее же зависит от того, что в желудке высших животных нет твердых частей, как, например, в желудке рака. Возможность изолировать мышцы руки является лишь следствием наличия костей руки.

Ботаники, руководясь указаниями самой природы, пришли к другому разделению. Их анатомия занимается только исследованием гистологических элементов, а морфологические сведения об органах растений изучаются под названием терминологии. Эта так называемая терминология, или изучение наружных частей растений, теперь понимается как органология, так как все органы растений внешне обособлены.

В таком делении, очевидно, больше последовательности. Может быть, и в морфологии животных следовало бы придерживаться такого разделения и более определенно отделить гистологию, или учение об органических элементах, от органологии, или собственно морфологии. Первоначально все части тела, которые так или иначе обособлены, назывались органами, например мозг и сердце считались органами.

В настоящее время это, повидимому, является спорным, но ведь у мозга есть свои сосуды, а у сердца — свои нервы, совершенно так же, как у желудка. Ботаники считают каждую часть растения, состоящую из клеточных тканей, за орган, если эта часть лежит обособленно. В животном мире можно считать всякую модификацию основных органов за орган. Если точно следовать за историей развития, то можно вывести из нервного слоя позвоночных два органа — головной и спинной мозг, из мышечного слоя — черепную и лицевую часть головы, спинную и брюшную части, так же как и отдельные органы, происходящие из слизисто-кожной трубки. Кости, мускулы, сосуды, входящие в состав органов, суть органические элементы. Насколько такое разделение пригодно для лекций — это другой вопрос. Но для познания строения оно мне представляется уясняющим дело.

СХОЛИЙ V



КАК ОТНОСЯТСЯ МЕЖДУ СОБОЙ ФОРМЫ, КОТОРЫЕ ОСОБЬ ПРИНИМАЕТ НА РАЗЛИЧНЫХ СТУПЕНЯХ СВОЕГО РАЗВИТИЯ

§ 1

О господствующем представлении, что эмбрион высших животных проходит через постоянные формы более низших животных

Об отношении форм, которые постепенно принимает эмбрион, уже сказано в соответствующих местах по ходу рассказа о развитии цыпленка. Но мне представляется, что при важности предмета и при том интересе, который ему уделяют, особенно в последнее время, своевременно и необходимо подвергнуть эти отношения особому исследованию, так как мне этот вопрос представляется иным, чем он должен быть согласно господствующему мнению.

a. Индивидуальное развитие должно отвечать ряду постоянных форм.

Чтобы сделать мой взгляд на развитие более понятным и более решительно выдвинуть то, что в нем существенно, я позволю себе прежде всего осветить существующее ныне представление о ступенях развития зародыша.

Немного найдется взглядов на отношения, существующие в органическом мире, которые встретили бы столь живое одобрение как следующий: в ы с ш и е ж и в о т н ы е н а

отдельных ступенях развития особи с самого начала и до конца отвечают постоянным формам животного ряда, и развитие отдельных животных следует тем же законам, как и весь ряд животных форм. Таким образом, выше организованное животное проходит в своем индивидуальном развитии важнейшие ниже него стоящие постоянные этапы, так что периодически возникающие различия в индивидуальном развитии можно свести к различиям, существующим между постоянными формами животного царства.

Эта идея, возникшая в те времена, когда еще не было поставлено никаких систематических исследований относительно более ранних периодов развития какого-нибудь животного, кроме работ Мальпиги и Вольфа, и последовательно развитая человеком, который, конечно, обладал весьма серьезными знаниями по истории развития высших организмов, не могла не возбудить к себе большого внимания, так как она была подтверждена и множеством специальных доказательств. Она приобрела тем более веса, что оказалась плодотворной и при объяснении целого ряда уродств, так как стали смотреть на них как на следствие частичной приостановки развития на ранних ступенях образования. Итак, неудивительно, что она была тепло принята натуралистами и подверглась энергичной разработке.

b Выводы, которые были на этом построены.

Некоторые защитники этой идеи настолько увлеклись ею, что говорили уже не о сходстве, но о полном подобии, и действовали так, как будто бы это подобие доказано повсюду и во всех частностях. Еще недавно мы читали в одной работе о кровообращении эмбриона, что в эмбрионе человека воспроизводится весь ряд животных форм. Стали думать, что различные животные формы постепенно развились одна из дру-

гой, и, мне кажется, забыли, по крайней мере некоторые, что такая метаморфоза есть только способ нашего мышления.

Основываясь на тех фактах, что в более древних слоях земной коры не попадается остатков позвоночных, стали считать, что можно доказать, будто бы такое превращение различных животных форм действительно исторически обосновано, и под конец совершенно серьезно и с деталями стали описывать, как эти формы возникали друг от друга. Нет ничего легче, как сделать подобное описание. Рыба, выплывая на сушу, могла бы там охотно прогуливаться, для чего ее плавники, однако, непригодны. Вследствие неупотребления они сокращаются в ширину, но зато вырастают в длину. Так идет дело у детей и внуков в течение нескольких тысячелетий. Таким образом, неудивительно, что из плавников подконец образуются ноги. Еще естественнее, что на лугу, где нет воды, рыба захватывает воздух. Поэтому она в течение продолжительного времени вырабатывает под конец легкие, для чего требуется только, чтобы несколько поколений обошлись за это время без дыхания. Длинная шея цапель возникла потому, что их предки часто вытягивали эту часть тела, чтобы ловить рыбу. Молодые цапли получали несколько вытянутую шею уже при появлении на свет и продолжали культивировать эту особенность, отчего у их потомков получалась более длинная шея, в результате чего можно надеяться, что при достаточно долгом существовании земли шею у цапель нельзя будет даже измерить.[54]

Неизбежным следствием из этой идеи, которую стали рассматривать как закон природы, было то, что снова начала понемногу утверждаться мысль о ступенчатом расположении животных форм в виде одного ряда. Этот взгляд был раньше весьма распространен, но потом почти всеми был признан необоснованным. Теперь же, если его и не высказывают ясно, он все же находит применение при суждениях натуралистов о животных формах, даже помимо их сознания. Надо вообще сознаться, что стоит только принять указанный закон, как

логическая последовательность потребует признания и такого взгляда. Таким образом, принимают только один путь метаморфоза, т. е. дальнейшего развития — как для отдельных особей (индивидуальный метаморфоз), так и для различных животных форм (метаморфоз животного царства), причем и болезнь называют регрессивным метаморфозом, так как однорядный метаморфоз подобно рельсам железной дороги допускает движение либо назад, либо вперед, но не в сторону.

Хотя осмотрительные натуралисты и воздерживались от таких выводов, которые противоречат беспристрастному исследованию и точному познанию, и в первую голову те защитники этого закона, имена которых способствовали его распространению, однако нельзя отрицать, что и такие выводы последовательно вытекают из данного закона и что уже поэтому он должен возбудить недоверие.* Однако возражения его против-

* Повидимому, нет оснований снова излагать эту теорию, чтобы попытаться ее опровергать. Когда в природе становится достаточно заметным то или иное противоречие, то отношение к этому у различных людей весьма различно. Всегда бывает так, что те, которые обладают наибольшими специальными познаниями, являются более осторожными и нерешительными, в то время как те, которые следуют по их стопам, выступают гораздо определеннее. Мне кажется, что все это учение скорее является ступенью развития науки, чем делом отдельных лиц. У различных животных форм признали различную степень их развития. Научились смотреть на эти животные формы как на модификации, происходящие друг от друга. И было естественно и даже необходимо попытаться найти простейшую форму для возникновения таких модификаций — непосредственное развитие всех форм из одной. Понять это развитие только как исторически обоснованное — это еще небольшой шаг вперед, к которому может привести логическая последовательность. Сравнение с индивидуальным развитием принадлежит по необходимости к тому же самому кругу идей, и попытка выяснить, как далеко познание истории развития может ввести нас в этот круг идей, во всяком случае является заслугой.[55]

Будучи убежден, что указанное воззрение в его полном объеме есть необходимая ступень нашего естественно-научного познания, я считаю ненужным соблюдать в этом кратком обзоре хронологическую точность. Некоторые из упомянутых выше попыток показать, что классы животных

ников были направлены отчасти лишь против преувеличений, отчасти были вообще слабы, так как не опирались на собственные добросовестно проведенные наблюдения над развитием определенной животной формы. Немногие исключения мало имели значения при отсутствии другого определенно выраженного учения. Поскольку постепенное образование эмбриона из нежной гомогенной массы весьма сильно напоминало особенности строения тела низших животных, то все возражения казались направленными против незначительных мелочей, если только, принимая это сходство, нельзя было указать на какое-либо существенное различие.

Наконец, за последнее время учение о сходстве индивидуального метаморфоза с предполагаемым метаморфозом всего животного царства получило особый вес, когда, благодаря блестящему открытию Ратке, были обнаружены у зародышей млекопитающих и птиц жаберные щели, и вскоре были найдены даже относящиеся сюда сосуды.

§ 2

Сомнения и возражения

а. Сомнения.

Уже давно мое внимание было обращено на взаимные отношения взрослых животных форм, и я пришел при этом к заключению, что эти отношения ни в каком случае нельзя рассматривать как развитие в виде одного ряда форм. Развитие в виде одного ряда форм, хотя это только логическое пред-

---

произошли друг от друга, старше по времени, чем наиболее значительные попытки свести этапы развития зародыша на различия классов животных. Это мне очень хорошо известно, и я не жду в этом отношении никаких возражений. Я даю здесь лишь самое краткое изложение вопросов. Весь круг идей, на которых я надеюсь остановиться подробнее, показав различие между более высокими и низкими ступенями развития животного тела и обратив внимание на тип организации, так многосторонне связан с разными исследованиями и касается такого большого количества трудов, что было бы совершенно бесполезно приводить отдельные работы.

ставление, совершенно необходимо, однако, принять и для постоянных форм, если принять, что оно повторяется при развитии особи.*

В результате я пришел к тому выводу, что на это учение надо смотреть с недоверием, и я имел это в виду при изучении развития цыпленка, будучи убежден, что последовательное наблюдение над развитием определенной животной формы должно дать материал для более точного суждения, чем множество отдельных, не связанных друг с другом сопоставлений. Так как мои исследования убедили меня, что существенные черты позвоночного животного проявляются в развитии цыпленка весьма рано и господствуют над всем процессом развития, то эти сомнения я уже в 1823 г. сделал темой моей академической диссертации.** Однако мне казалось целесообразным открыто высказаться по этому вопросу не раньше, чем я поставлю ряд соответствующих исследований. Отношение мое к этому закону еще и в то время было скорее отрицательным. В настоящее время я полагаю, что на его место можно поставить другой закон, и, как мне кажется, первая часть этого сочинения даст подходящий случай обосновать этот закон.

Прежде всего будет не лишним привести против указанного учения некоторые возражения, которые можно сделать уже на основании прежних исследований эмбрионов. Они могут послужить к тому, чтобы возбудить некоторые сомнения у читателей, которые совершенно разделяют упомянутое

---

* В этой работе поставлен вопрос о том, основано ли развитие животных преимущественно на последовательном воспроизведении строения тела менее развитых постоянных форм, или, другими словами, можно ли свести периодически появляющиеся особенности в строении тела особи на организационные особенности всего животного царства. Это необходимо связано с вопросом, на чем именно основаны организационные особенности всего животного царства.

** Dissertatio de fossilibus mammalium reliquiis. Regiomont., 1823, 4°.

учение. При этом я не претендую на полноту изложения вопроса. Достаточно будет кратких замечаний.

Прежде всего мое внимание обратило то обстоятельство, что в науке была известна лишь история развития высших форм, т. е. история развития птиц и млекопитающих, включая человека. То, что в их эмбриональном состоянии отклоняется от строения постоянных (взрослых) форм, должно бы почти всегда иметь аналогию с низшими животными, если только подобная аналогия встречается в животном царстве.

Вообще сходство, которое встречается между эмбриональными стадиями отдельных животных и взрослыми состояниями других животных, представляется мне необходимым и не имеющим значения. Оно уже потому не может отсутствовать, что эмбрионы существуют не вне пределов животного царства, и те изменения, которые свойственны животному организму, определяются для каждой формы внутренней связью и взаимодействием между отдельными органами, почему в отдельных случаях повторения неизбежны.

Чтобы убедиться в том, что такое сомнение не лишено значения, вообразим себе, что птицы изучили историю своего развития и изучают теперь строение взрослых млекопитающих и человека. Разве не могли бы их учебники физиологии утверждать следующее: «Эти четвероногие и двуногие животные имеют в зародышевом состоянии много сходства, потому что их черепные кости раздельны, у них не имеется клюва, как и у нас на пятый или шестой день насиживания; их конечности довольно сходны между собой, и почти так же длинны, как наши. У них на теле нет ни единого настоящего пера, но только тонкий пушок, так что наши птенцы уже в гнезде ушли дальше, чем они; их кости менее хрупки и не содержат, как наши в юности, никакого воздуха; вообще у них отсутствуют воздушные мешки и легкие у них не разрастаются как наши в раннем возрасте; зоб у них совершенно отсутствует; железистый и мускульный желудки у них слились более или менее в один мешок; способностью летать у них обладают

только летучие мыши, которые, повидимому, являются наиболее совершенными, остальные же не летают. И вот эти млекопитающие животные, которые в течение столь долгого времени после рождения не могут самостоятельно отыскивать себе пищу и никогда не поднимаются над землей, претендуют на более высокую организацию, чем мы?».

b. Возражения.

Если бы существовал такой закон, что развитие особи проходит через постоянные формы, свойственные низшим животным, то отсюда должно было бы следовать:

1) У эмбрионов не могло бы быть таких отношений, которые не были бы свойственны хотя бы некоторым взрослым формам. Однако нет ни одного животного, которое содержало бы при себе запас пищи, как эмбрион содержит желток. Ни одно животное не имеет висящей наружу кишечной части, какою является желточный мешок. Из истории развития птиц и некоторых млекопитающих (особенно хищных), где такой мешок сохраняется очень долго, сохраняется даже в то время, когда все остальные особенности птиц и млекопитающих уже образовались или близки к этому, следовало бы заключить, что такие животные должны бы существовать во множестве. У млекопитающих изо всех зубов первыми прорезываются резцы. Но не существует ни одного взрослого животного, у которого были бы только одни передние зубы.

2) Подобно тому, как у эмбрионов появляются особенности, которые не свойственны ни одному из взрослых животных, вроде, например, висячего кишечного мешка, совершенно таким же образом для них невозможно повторить особенности некоторых больших групп животных. Например все эмбрионы окружены жидкостью, и, таким образом, не могут непосредственно дышать воздухом. Не повторяется у них существенная особенность насекомых — живое стремление последних к воздушной среде. В силу этого эмбрионы млекопитающих никогда не могут быть похожи на взрослых птиц.

3) Далее, эмбрион высших животных на каждой ступени развития должен был бы сходствовать не с каким-либо отдель-

ным признаком взрослых форм, но с их совокупностью, даже в том случае, если особенности эмбриона исключают известное сходство. Если, например, допустить, что эмбриону, как таковому, свойственны некоторые характерные постоянные признаки, например, что у него имеется выдающийся желточный мешок, поскольку он получает пищу от материнского тела, и в этом отношении не может походить на взрослые формы, то все же те особенности, сходство между которыми выступает то там, то здесь, должны быть общими. Этого, однако, не случается. Ведь если бы я захотел приписать эмбриону, у которого обе сердечные камеры еще не разделены и пальцы еще не обособлены друг от друга, организацию рыбы, то все же я не нашел бы у него сплющенного хвоста и тысячу других признаков, которые уже очень рано выступают у всех рыб. То же будет, если я возьму какую-либо взрослую форму и буду сравнивать ее с зародышем высшей формы. Утверждают, например, что китообразные имеют зародышевое сходство (т. е. сходство с эмбрионами высших млекопитающих), так как их тестикулы лежат в брюшной полости, так как у некоторых из них нет настоящих зубов, так как передняя и задняя части клиновидной кости остаются у них раздельными, и т. д. Однако другие кости черепа китообразных срастаются очень рано и плотно, как у взрослых форм. Челюсти их очень длинны, хотя все млекопитающие, и в том числе и китообразные, имеют челюсти тем короче, чем они моложе. Но отсутствие срастания между костями черепа не является той особенностью эмбрионального состояния, которой не бывает у низших животных во взрослом состоянии. Например в отношении рыб подчеркивается, как зародышевое сходство, что кости черепа у них часто обособлены и налегают друг на друга, хотя цельность клиновидной кости, лежащей в основании черепа, вновь указывает на сходство с высшими млекопитающими во взрослом состоянии, т. е. как раз наоборот, чем у китообразных. Таким образом, сходство с рыбой или китообразным не является существенным для организации эмбриона.

4) Если бы интересующий нас закон был обоснован, то при развитии известных животных не могли бы появляться преходящие состояния, которые свойственны только постоянным формам высших животных. Однако есть много указаний на такие сходства; конечно, мы не найдем их в истории развития человека, потому что нам неизвестны организмы выше человеческого. Но уже млекопитающие дают нам достаточно подобных примеров. У них всех в раннем периоде развития челюсти так же коротки, как у человека во взрослом состоянии. Темянной гребень развивается у тех животных, которые им обладают, очень поздно, но у высших форм он отсутствует. Примеров находится тем больше, чем больше мы спускаемся к низшим формам. Выше, говоря о птицах, мы уже указали, как много можно найти у птиц таких особенностей, в которых эмбрион птиц сходен со взрослым млекопитающим. Мы могли бы еще умножить эти примеры. Мозг у птиц в течение первой трети их эмбрионального состояния гораздо более похож на мозг млекопитающих, чем во взрослом состоянии. Четверохолмие не выдается, обонятельные колбы являются полыми и толстыми, там имеется даже род свода. Пяточная кость птиц образуется из хрящей, которые сливаются в одну кость. Глаза у цыпленка первоначально более сближены, чем позднее, и придают ему человеческий вид. Молодые ящерицы обладают очень большим мозгом. Головастики лягушек имеют настоящий клюв, вроде птичьего, и до исчезновения хвоста имеют такую длинную кишку, какая бывает во взрослом состоянии только у немногих млекопитающих. Личинка лягушки в самом начале развития бесхвоста — черта, которая наблюдается только у высших млекопитающих, так как даже взрослая лягушка имеет внутренний хвост, каким следует считать ее длинный хвостовой позвонок. Многоножки, клещи и гидрахниды при выползании из яйца имеют только по три пары ног, как насекомые, обладающие метаморфозом, во взрослом состоянии. Если угодно считать и арахнид более высокоорганизованными животными, чем насекомые, чего я лично

не разделяю, то все же каждому ясно, что насекомые, имеющие метаморфоз, выше организованы, чем многоножки. Такие примеры не могли бы иметь места, если бы развитие высших животных состояло бы в прохождении через низшие формы.

5) Если мы примем, что животные развились друг от друга, то мы должны были бы наблюдать возникновение органов или более обширных сочетаний таковых, совершенно в таком же роде, как они образуются в зародышах высших животных, так же и в различных других животных классах. Но это бывает далеко не всегда. Задняя конечность у большинства рыб развита только в своей концевой части. У эмбрионов же высших животных туловищная часть конечности образуется в первую очередь.

6) Наконец, те части тела, которые бывают только у высших животных, должны бы при развитии последних появляться весьма поздно. Но это не так. Некоторые части позвоночника, а именно ствол последнего и дуги позвонков, появляются у цыпленка раньше, чем какие-либо другие части. Каким же образом цыпленок может иметь какое-нибудь сходство с беспозвоночными животными? [56]

Эти замечания подводят нас ближе к нашей задаче, и таким образом, нам надо сделать попытку отыскать постоянные отношения между явлениями.

§ 3

О взаимном отношении между различными взрослыми формами

а. Ступени органического развития.

Чтобы отыскать самое существенное в формообразовании при развитии особи, я должен сперва бросить взгляд на различные животные формы. Хотя я уже касался этого вопроса, в другом месте (Nova Acta Acad. C. L. C. Vol. XIII, pars II, стр. 739—762), но так как высказанные там замечания должны найти свое применение здесь, а кроме того указанная статья известна лишь немногим, но я не могу избежать необходи-

мости привести выдержку из сказанного, чтобы, исходя из этого, можно было бы итти дальше.

Прежде всего я обращаю внимание на то, что следует различать степень образования животного тела и тип организации. **Степень образования животного тела** состоит в большей или меньшей степени гетерогенности его элементарных составных частей и отдельных отрезков всего сложного аппарата, одним словом, в **большем гистологическом и морфологическом обособлении**. Чем однообразнее вся масса тела, тем ниже ступень образования. Более высокой ступенью будет такая, на которой нервы и мускулы, кровь и клетчатка резко обособлены. Чем они разнообразнее, тем более развита животная жизнь в различных своих направлениях, или правильнее будет сказать наоборот: чем более развита животная жизнь в своих различных направлениях, тем более гетерогенны те элементы, в которых выступают проявления этой жизни.

То же отношение имеет место и в отдельных частях системы. Более высокой будет та организация, где различные отделы всей системы органов несходны друг с другом и каждая часть имеет более выраженную индивидуальность, чем там, где вся организация в целом более однородна. Следовательно, такая организация, где различие между головным и спинным мозгом значительнее, является более высокой, чем такая, где первоначальное сходство между ними выражено еще ясно. Если мы с определенностью отделим друг от друга отношения, связанные с высотой организации, от отношений, связанных с понятием типа, то мы легко избежим многих трудностей, связанных с более или менее распространенным у нас взглядом на единую восходящую линию усовершенствования — от монады до человека. В качестве примера обратимся к рыбам. Их помещают над всеми беспозвоночными, поскольку они имеют головной и спинной мозг и внутренний скелет, и во всем выявляют ясно выраженный основной тип позвоночных, причем удивляются, что пчелы, и вообще большинство насекомых

с метаморфозом, выказывают больше искусства и проявляют более развитую во всех отношениях жизнь. Однако у пчел нервы и мускулы более дифференцированы, чем у рыб. Отдельные части их органической системы также более гетерогенны. У большинства рыб желудок мало отличается от кишки, а последняя — от кишечных придатков. В кишечнике рыб очень часто с трудом можно отличить толстую кишку от тонкой. Нервная система рыб показывает нам, что их головной мозг незначительно преобладает над спинным мозгом. В строении же пчелы всюду наблюдается гораздо большая гетерогенность. Хотя у пчел нет настоящего мозга, поскольку мы можем так называть лишь ту часть организма, которая является передним отделом спинного мозга, но у них имеется первая пара сросшихся ганглиев, которая управляет всей остальной частью нервной системы более, чем мозг у рыбы, и имеет скорее значение центральной части нервной системы. Отсюда я делаю вывод, что пчела и в самом деле организована выше, чем рыба, хотя и по иному типу.*

b. Тип организации.

Типом я называю характер расположения органических элементов и органов. Это расположение есть выражение известных основных отношений между отдельными проявлениями жизни. организмов например между его воспринимающим и выделяющим полюсами. Тип совершенно отличен от ступени развития, таким образом один и тот же тип может охва-

* Давно уже замечено, что среди родственных форм животных те, которые живут в воде, отстают в смысле развития анимальных свойств в противовес пластическим от тех животных, которые живут на суше и обладают большей подвижностью и более высокими психическими задатками. Не объясняется ли это жизнью в воде? Мне кажется, что в водной среде противоположность между мускулами и нервами не развивается так сильно, как при энергичном обмене воздуха. Мускулы менее красны, более мягки, нервы также менее белы и менее плотны. Трудно удержаться от мысли, что нервы и мускулы водных животных как бы инфильтрированы водою. Если у рыб имеются некоторые мускулы, отмеченные наличием красной окраски, то и нервы, идущие к ним, белее, чем прочие.

тывать разные ступени развития, и наоборот, та же самая ступень развития может быть достигнута в различных типах. Сочетание ступени развития с типом и дает в первую голову отдельные большие группы животных, которые названы классами. В смешении этих двух понятий — т. е. ступени развития и типа организации — и кроется, по моему мнению, причина многих ошибочных классификаций, и в ясном их разграничении заключается достаточное доказательство того положения, что нельзя представлять различные формы животных как единую линию развития от монады до человека.

Я не буду развивать этих соображений далее, так как они будут излишними, если мне удастся представить яснее, что я называю типом.

Итак, тип есть способ расположения частей. Легко показать, что различные типы суть модификации известных основных типов, в которых способ расположения частей особенно характерен, и что имеются промежуточные формы, у которых характерные черты основных типов соединены в один средний тип, либо у которых одна половина тела представляет собою один тип, а другая половина тела — другой тип. Эти промежуточные формы я не буду затрагивать, и указываю на мою выше названную статью. Но на главных типах я должен остановиться еще раз.[57]

Я считаю, что можно определенно установить четыре основных типа: периферический или лучистый тип, членистый или удлиненный тип, массивный или моллюскообразный тип и тип позвоночных животных.*

* Я оставлю здесь нерешенным вопрос, не следует ли признать за особый тип таких животных, у которых все органы, будучи периферически одинаковы, лежат не вокруг срединной точки, но вокруг оси, как, например, у голотурий. Органы восприятия и выделения находятся здесь в полярном положении не по отношению к центру и периферии, но лежат на противоположных концах одной и той же прямой, причем

c. Периферический тип.

Периферический тип представлен некоторыми инфузориями тарелкообразной формы, ризостомами, медузами, морскими звездами. У них во внешней форме тела заметно стремление в ширину. От центра к окружности выражена противоположность между процессом восприятия и процессом выделения. Этому отвечает и все их строение — лучеобразно расположенное вокруг одного срединного пункта. Кроме того, у них заметна разница между верхней и нижней сторонами, но в более слабой степени. Разницы между правой и левой сторонами, между передом и задом не имеется. Поэтому их движение не направлено в одну определенную сторону. Так как вся их организация сформирована лучеобразно вокруг центрального пункта, то центры всех систем органов помещаются у них в средине тела, или расположены кольцеобразно вокруг среднего пункта (в центре — желудок, вокруг него — нервное и сосудистое кольца, если эти части вообще существуют), от них отходят ветви в лучи. В каждом луче повторяется то же строение, что и в других, и каждый луч, доходя до центра, принимает равное участие в центральных частях (только выделительная система представляет, повидимому, исключение). Таким образом, все тело разделяется на определенное количество одинаковых секторов, и потеря одного из лучей, если средина остается неповрежденной, не нарушает жизни организма, так как не теряется никаких частей, которые необходимы для целостности организма.

Удлиненный тип, который мы встречаем у вибрионов, филярий, волосатиков,* наяд и целого ряда членистых животных, представляет собою противоположность между органами восприятия и выделения, которые расположены на противопо-

---

вокруг этой оси распределены по периферии остальные органы. На низшей ступени сюда могла бы быть присоединена группа Naematodoidea и, может быть, еще некоторые низко организованные формы.

* Если только не включить этих животных, или некоторых из них, на основании предыдущих замечаний в особый тип вместе с голотуриями.

ложных концах тела, и это обстоятельство определяет всю организацию этих животных. Рот и задний проход находятся на обоих концах тела, обыкновенно так же и половые органы, но иногда отверстия последних мы находим ближе к переднему концу, причем у женских органов это бывает чаще, чем у мужских, так как первые являются органами не только выделяющими, но и воспринимающими. В тех случаях, когда половые органы отодвинуты от заднего конца тела, отверстие женских половых частей обычно лежит ближе кпереди, чем отверстие мужских частей. Так дело обстоит у многоножек и большой группы раков. Пиявка и дождевой червь представляют собою редкое исключение. При определенном положении полюса восприятия органы чувств, как приборы для рецептивной деятельности нервной системы, рано достигают значительной степени развития.

Кишечный канал, поскольку тип остается неизменным, проходит прямо через все тело. То же надо сказать о сосудах и нервной системе. Всякие органические движения также совершаются в этом направлении, и лишь подчиненные ветви отходят в сторону, в особенности там, где основная полярность вновь повторяется по всей длине как в гальванической цепи; таким образом, в каждом таком отрезке вновь повторяются передний и задний концы в связи со строением важнейших составных частей организма. Отсюда — склонность подобных организмов распадаться по длине на много частей. У настоящих насекомых, имеющих метаморфоз, эти членики опять собираются в три главных отдела, из которых в первом господствует жизнь нервной системы, во втором — движение, в третьем — питание, хотя ни один из этих трех отделов не лишен вполне какой-нибудь из этих жизненных функций.

Наряду с основной полярностью спереди назад на более высоких ступенях развития можно распознать более слабо выраженную противоположность между верхней и нижней частями тела. Различие между правой и левой сторонами тела представляет лишь редкое исключение и, как правило,

отсутствует. Поэтому вертикальная плоскость делит тело животного на две одинаковые половины, почему такую организацию называют симметричной. Все, что является ординарным, лежит в этой срединной плоскости, пока в результате укорочения тела оставшаяся менее укороченной кишка не выйдет из этой плоскости.* Все, что находится в средней плоскости, является ординарным, все, что находится вне ее, — двойным. В этой средней плоскости можно заметить различие между верхней и нижней сторонами тела. В нижней части собраны анимальные, в верхней — пластические элементы, если ориентироваться только на внутреннее строение тела. Таким образом, анимальные части сосредоточены в нижней части тела и образуют здесь род оси, от которой вся организация животного направлена вдоль обеих сторон кверху — отношение, которое становится совершенно ясным только благодаря способу развития животного (ср. королларий 4).

Направление жизненных процессов в сторону чувствительности и раздражимости особенно хорошо развито в этой области животного царства. Движения быстры и тем более определенно направлены вперед, чем более у этих животных тело вытянуто в длину. Чем более тело укорочено у некоторых форм, как, например, у пауков и крабов, тем менее определенным является направление движения. Пластические органы менее развиты — особенно редко встречаются железы, которые по большей части представлены простыми трубками.

в. Массивный тип.

Третий тип, по моему мнению, представляет царство моллюсков, и я причисляю к нему из низших форм коловраток и инфузорий, имеющих завитую форму, или таких, которые не имеют ни периферической, ни симметрической формы тела. Этот тип можно назвать массивным, потому что здесь нет преобладания ни в длину, ни по плоскости, но все тело и его

* В самом деле, повидимому, только у насекомых с полным превращением кишечник отходит из средней плоскости — иногда при последнем превращении, а иногда — уже в личиночной стадии.

отдельные части представляют более или менее округлые массы, сплошные или полые внутри.

Поскольку основная полярность животного организма, представленная органами восприятия и выделения, не выражена здесь ни на двух противоположных концах тела, ни в отношении центра к окружности, то здесь симметрия почти всегда отсутствует. Полюс выделения почти всегда лежит направо от полюса восприятия. Противоположное положение встречается настолько редко, что его назвали обращенным. Полюс выделения лежит здесь то совсем близко к полюсу восприятия, то удален от него, так что приближается к заднему концу тела. Так как пищеварительный тракт всегда находится между этими двумя полюсами, то он более или менее дугообразно изогнут. В простейшей форме пищеварительный тракт имеет форму простой дуги, как у Plumatella. Если пищевой канал удлинен, то в средней части он завит спирально, и эта спираль, вероятно, имеет свои определенные закономерности. Так, например, начальная часть канала всегда лежит, как кажется, ниже его продолжения.

Основной ток крови также идет по дуге, которая не совпадает со средней линией тела. Если кишечная спираль завита в одной плоскости, то, конечно, возникает в большей или меньшей степени симметрия — как у дисковидных улиток и равностворчатых ракушек, но такую симметрию можно назвать несущественной, так как она часто отсутствует у очень близко родственных форм.

Нервная система состоит из рассеянных узлов, которые при помощи нитей связаны в сеть. Более крупные узлы сосредоточены вокруг глотки. Психические зачатки у этих животных развиты крайне слабо, и органы чувств развиваются поздно. Движения очень медленны и вялы. Вследствие отсутствия расчленения мускулы переплетаются во всех направлениях, и в каждой точке работают отдельные мускульные пучки — отсюда способность сокращаться по всем направлениям. В соответствии с массивным типом выделительные части,

имеющие в других типах вид трубок, здесь закручены в узлы, и, таким образом, железы здесь часты и значительны. Вообще говоря, здесь раньше всего и лучше всего развиваются пластические органы, и можно было бы поэтому весь данный тип назвать также пластическим. Так как здесь не имеется ни бокового, ни периферического тождества частей, то тело моллюсков невозможно разделить на равные отрезки ни по одной, ни по нескольким плоскостям. Точно так же нельзя указать какой-либо осевой прямой, вокруг которой сосредоточена вся организация, но последняя скорее определяется различной формы кривыми.

1. Тип позвоночных животных. Анимальная часть.

Четвертый тип представляют собою позвоночные животные. Он сложен как бы из ниже стоящих типов. Мы различаем здесь анимальную и пластическую части тела, из которых каждая по своему строению представляет особый тип, хотя они взаимно влияют друг на друга при своем образовании. Анимальная часть уже по наличию членистости напоминает второй тип; полюсы восприятия и выделения точно так же лежат по концам тела, но все же имеется и значительная разница. Дело в том, что анимальная часть у позвоночных животных не только делится на две боковые половины вдоль длинной оси тела, но кроме того тело делится на верхнюю и нижнюю стороны, таким образом, что две сходящиеся внизу боковые части ограничивают пластическую половину тела, а две части, проходящие наверху, ограничивают центральную область анимальной жизни (спинной и головной мозг). Твердые скелетные образования представляют этот тип совершеннейшим образом, а именно, от средней оси — в данном случае от ствола позвоночника — отходят дуги кверху, смыкаясь в верхний гребень, и также отходят дуги книзу, которые более или менее сходятся, образуя нижний гребень. В соответствии с этим мы видим четыре ряда нервных корешков спинного мозга, который и сам имеет четыре главных тяжа и серую массу, разделенную на четыре отдела. Точно таким же образом и мышцы туловища образуют четыре главных

пласта, что наиболее отчетливо заметно у рыб. Таким образом, анимальная часть построена по типу двойной симметрии.

Здесь, как и в указанной выше работе, напечатанной в «Verhandlungen der Kaiserl. Leopold. Academie», я оставил нерешенным вопрос, не приближается ли при дальнейшем развитии позвоночных передний конец их анимальной части к лучистому типу. Напомню только о том, что головной мозг все более и более концентрируется вокруг третьего желудочка, и сосуды головного мозга входят в мозг из сосудистого кольца, которое постепенно округляется все более и более, хотя это кольцо возникает из четырех сосудистых стволов в качестве свидетельства того, как первоначальный четвертной тип преобразуется в лучистый.

g. Пластическая часть. Табл. III, рис. 6.

Но, как мне кажется, легче показать, что в пластической части тела позвоночных преобладает тип моллюсков, хотя он повсюду подчинен здесь влиянию анимальной части, вследствие чего тип моллюсков более или менее заслонен.

Прежде всего напоминает тип моллюсков пластическая нервная система, а также особенности пластической мускулатуры.

Но особенно следует указать на важнейшую особенность, а именно, на направление живого органического потока в правую сторону. Если эта боковая полярность не обнаруживается положением воспринимающего и выделяющего полюсов, то это объясняется тем, что в данном случае пластическая часть тела окружена анимальной, и там, где первая выходит на периферию тела, она совершенно подчинена типу последней. Поэтому рот и задний проход лежат в средней плоскости тела.*

Если мы обратимся ко внутренним частям тела, то мы должны в дальнейшем не забывать, что:

* Однако у личинок лягушки задний проход на самом деле лежит направо от плоскости хвоста.

1) почти каждое органическое движение имеет следствием противоположное ему. Если бы этого не было, то вся кровь вытекла бы из тела после немногих ударов пульса. Следовательно, дело идет о том, чтобы выявить направление этого движения, которое является определяющим;

2) что и в других случаях движение может отклоняться от первоначального направления, если его исходный пункт, согласно законам организации, является конечным пунктом другой, более сильной организации;

3) что благодаря симметрическому влиянию анимальной части жизненный поток внутри пластической части направляется по срединной плоскости. Поэтому мы должны считать первоначальным то движение, которое совершается в этом направлении, если даже оно иногда уклоняется от срединной плоскости.

Эти замечания будут нам яснее благодаря примерам, к которым мы сейчас и обратимся.

α. Сосудистая система.

Рассмотрим сперва движение крови. У рыб мы, разумеется, найдем, что главный ток крови направляется из сердца по срединной линии тела, без сомнения, вследствие перевеса анимальной части тела. Соответствующее разъяснение мы дадим при рассмотрении дыхательного аппарата. Но все же и здесь кровь как будто стремится в правую сторону, так как у рыб желудочек сердца, как правило, расширен, повидимому, в левую сторону, в левой же стороне лежит и предсердие. Вследствие этого кровь уклоняется несколько вправо, но симметричное строение жабер возвращает течение крови в среднюю плоскость. У всех же животных, имеющих легкие, ток крови, выходя из левого желудочка, явственно направляется скорее направо, чем налево, так что для питания левой половины головы кровь должна притекать с правой стороны. Затем кровь снова направляется справа налево, что надо объяснить влиянием симметрии анимальных частей. Силу для своего движения кровь, несомненно, получает от левого желудочка, а последний всегда посылает кровь направо. У ящериц, змей и чере-

пах вся кровь, предназначенная для питания передней половины тела, идет общим током сперва направо, а затем уже происходит разделение. Устремляясь вперед, кровь течет почти симметрично, двумя токами. У птиц кровь, предназначенная для питания задней половины тела, идет, не разделяясь, направо, а затем кровь должна поворачивать влево, чтобы достичь средней линии, когда, под влиянием симметрии, движущая сила крови постепенно ослабевает. У так называемых амфибий влияние симметрии обнаруживается еще ранее; ток, предназначенный для задней половины тела, разделяется уже в самом начале, но все же кровь стремится течь более направо, чем налево, и ток крови делится раньше, как будто бы он проталкивается слабее. У лягушек это разделение является довольно симметричным с самого начала. У млекопитающих, правда, аорта спускается с левой стороны от позвоночного столба, но надо принять во внимание, что положение аорты всегда определяется положением общего крупного ствола, от которого отходят передняя и задняя артерии, и что этот общий ствол всегда обращен направо, а затем поворачивает в левую сторону — уже после того, как отдаст в правом направлении артерии передней половины тела; таким образом, переход тока крови влево можно считать результатом влияния симметрии. Дуга, которую образует аорта, заходит тем дальше, чем короче шея животного. Другими словами, это значит, что аорта тем больше отходит в левую сторону, чем ближе она лежит к голове, влияние которой и определяет симметрию. У длинношеих животных, у которых сосудистый ствол отходит от общего ствола направо для образования головной и ключичной артерии (передняя аорта), он отдает ветвь назад, причем последняя делает такой значительный изгиб, что едва можно сказать, что она отходит налево. С этой точки зрения можно, пожалуй, объяснить, почему млекопитающие отличаются положением нисходящей аорты от других легочных животных. Я полагаю, что это отличие основано на большей потребности в кровяном питании со стороны голов-

ного мозга. Представим себе некоторое позвоночное животное, у которого кровь направляется из левого желудочка направо. Если потребность головного мозга в кровяном питании велика, то этот общий кровяной ток, кроме направления направо, получит и направление вперед, которое будет слабее у животных, обладающих маленькой головой и мозгом. В последнем случае ток крови, предназначенный для задней половины тела, после отдачи крови для питания передней части и небольшого уклонения вправо, тотчас повернет назад. Если же устремление крови вперед будет сильнее, то движение назад будет развиваться в этом направлении лишь постепенно, и аорта должна еще более выступить вперед и направо, или же, если влияние симметрии этому воспрепятствует, постепенно загнуться налево, чтобы итти в направлении назад. Большая длина общего кровяного ствола у млекопитающих показывает, что ток крови в направлении вперед у них, действительно, сильнее, а сказанное выше подтверждает, что дуга аорты заходит тем дальше, чем общий ствол длиннее. Таким путем, можно думать, возникают эти особенности в бесформенной массе. Разрешить вопрос, каким образом они образовались из симметрично построенного жаберного аппарата млекопитающих, — остается на долю будущих исследований.

Там, где сердце лежит в средней плоскости тела, отхождение аорты, как скоро в сердце образуется два желудочка, происходит всегда таким образом, что сердечный толчок, который испытывает кровь под влиянием левого желудочка, бывает направлен в правую сторону. Если верхушка сердца обращена налево, то это явление выражается еще сильнее (см. рис. 6, стрелка *1*). Поворот верхушки сердца направо есть, повидимому, явление совершенно ненормальное. Иногда я встречал такое положение, но убедиться, что оно зависит от передвижения то туда, то сюда, применяемого при вскрытии животного. Поэтому вполне допустимо поместить сердце в таком положении, как оно показано на нашем схематическом рисунке и как оно расположено у человека и некоторых дру-

гих животных.* Я придал на рисунке сердцу косое положение, чтобы показать, как сильное развитие кровяного тока в господствующей части тела может вызвать противоположное течение в зависимой части. А именно, легочная кровь у большинства животных устремляется довольно прямым путем назад, в левое сердце. Но поскольку сердце так устанавливается, что оно с силой выталкивает кровь направо, ток легочной крови имеет небольшой уклон влево (рис. 6, *1'*).

О направлении артериального течения крови я сказал достаточно. Еще гораздо яснее, что венозная кровь также идет направо. С левой стороны передней половины тела венозная кровь энергично устремляется в правом направлении.

Поэтому можно обозначить суммарно движение венозной крови из передней половины тела стрелкой *2* (рис. 6). Движение венозной крови от задней половины тела также совершается направо; это доказывается отклонением нижней полой вены в правую сторону по мере ее продвижения, а также положением реберных вен. Стрелка *3* (рис. 6) указывает это направление.

Еще яснее оно видно на системе воротной вены (рис. 6, стрелка *4*).

β. Дыхательная система.

Если мы бросим взгляд на царство животных в совокупности, то увидим, что дыхательный аппарат помещается то на воспринимающем, то на выделяющем концах тела, а иногда — между этими обеими крайними точками. Мне кажется, что дыхательная система именно потому занимает такие различные положения, что играет как воспринимающую, так и выделяющую роли. Весьма вероятным является предположение,

* Симметричное положение сердца, повидимому, приписано всем вообще четвероногим животным. Но, мне кажется, что оно свойственно только животным с грудью, сжатой с боков. У животных с плоской грудью сердце лежит в более или менее косом положении, и в зародышевом состоянии еще в большей степени, чем во взрослом. Так. я недавно обнаружил у несколких зародышей ежа очень сильный наклон сердца в левую сторону, более значительный, чем у матери.

что у тех животных, у которых дыхательный аппарат лежит в переднем конце тела, его деятельность носит более воспринимающий характер; там же, где его деятельность носит преимущественно выделительный характер, как у голотурий, большинства моллюсков, некоторых личинок насекомых, дыхательный аппарат открывается рядом или совместно с кишкой. Если мы отнесем это предположение к вопросу об изменении крови, то оно, разумеется, останется только предположением, потому что только для весьма немногих животных возможно выяснить в настоящее время, воспринимает ли кровь при дыхании вещество или теряет его. Но мне все же кажется весьма вероятным, что при переднем положении дыхательной системы определяющей является ее воспринимающая деятельность, а при заднем положении дыхательной системы — ее выделяющая деятельность. У голотурий, моллюсков и личинок насекомых, которые воспринимают воздух задним концом тела, дыхательные органы опоражниваются при помощи мускульных сокращений. Наполнение же системы является преимущественно следствием расслабления мускулатуры; по крайней мере, если мускулатура и обнаруживает противоположную деятельность, то в более слабой форме, чем при опорожнении дыхательных органов. У животных, дышащих легкими, наоборот, процесс вдыхания воздуха является более активным процессом, а выдыхание — более пассивным. Таким образом, путь восприятия воздуха определяет положение дыхательного аппарата, а не путь, каким удаляется воздух. Далее, хотя легкие являются парным органом, но у всех животных правое легкое больше по размерам, а у настоящих змей только оно и развивается, а от левого легкого сохраняются лишь следы. К этому надо прибавить, что у китообразных, например у рода Physeter, правое носовое отверстие недоразвивается. Можно считать общим явлением, что правое носовое отверстие меньше, чем левое, как это, например, установил Зёмmеринг [58] при описании ископаемых черепов гиены (Nova acta Nat. cur., XIV, стр. 14). Мы можем, таким образом,

обозначить на нашем рисунке общий путь воздуха при дыхании позвоночных желтой стрелкой *5* (рис. 6). Понятно, что для жабер рыб такая боковая дифференция по меньшей мере не бросается в глаза, но жабры так непосредственно примыкают к анимальной части тела, на что указывают уже исчезающие жаберные дуги зародышей легочных животных, что асимметрия пластической части у рыб не может развиться.

γ. Пищеварительная система.

Поскольку такой аппарат, как система органов пищеварения, проходит через все тело (от одного полюса к другому), то она не может, разумеется, повсюду проводить свое содержимое в правую сторону. Нужно ожидать лишь, что движение направо будет наблюдаться в тех участках этой системы, где движущие силы выступают наиболее энергично, в тех участках, которые являются определяющими для положения всей системы. Мы находим у всех позвоночных, поскольку я с ними ознакомился, желудок в левой стороне тела, а привратник желудка — в его правой части, также и начальная часть двенадцатиперстной кишки отходит в правую сторону, независимо от того, поворачивает ли она притом вперед или нет. Таким образом, желудок продвигает свое содержимое направо. То же наблюдается часто и для прямой кишки. Остальные отрезки кишечника могут итти направо или налево, но они менее деятельны. Таким образом, я думаю, что поскольку пища в тело млекопитающих поступает, чтобы попасть в желудок в левую сторону, этот противоположный путь возник лишь благодаря господству желудка, который расположен в левой стороне и проталкивает пищу вправо. Кроме того, такое положение свойственно лишь нижней части пищевода, которая подчинена желудку; если же скелетная основа шеи так сильно изогнута, что пищевод своей задней поверхностью отходит от нее, то, если я не ошибаюсь, он всегда лежит на правой стороне, за исключением самой нижней части. В таком положении я находил пищевод у птиц и черепах, у верблюда, у ленивца, и, вероятно, такое положение встречается и у многих других млекопитающих животных. Если пищевод образует

у птиц обособленный зоб, то последний также лежит на правой стороне. К тому же движение глотки, которое управляется сильными глоточными мускулами, в целом имеет правое направление.

Сравни стрелку *6* на рис. 6.*

Хотя путь движения желчи в большинстве случаев направлен справа налево, но это обратное направление можно рассматривать в зависимости от положения печени, которая под влиянием господствующего тока крови по воротной вене занимает правое положение. И в самом деле, печень при развитии зародыша отодвигается тем более вправо, чем более система воротной вены обособляется от других сосудов.

δ. Половые органы.

Что касается до половых частей, то они близко примыкают к анимальной части тела, что ясно из расположения их во взрослом состоянии и особенно — из истории их развития, и, как правило, бывают довольно симметричны. Там же, где эта симметрия менее заметна, например у птичьих самок, развивается только левый яйцевод, так что яйца точно так же движутся слева направо. На нашем рисунке направление этого движения показано стрелкой *8*.

ε. Выделительная система.

Итак, все стрелки, которые согласно указанным наблюдениям изображены на нашем рисунке, обращены своими остриями в правую сторону. Только мочевой путь отступает от этого закона. В тех случаях, когда почки на обеих сторонах не одинаковы, как это замечается у большинства змей, правая почка длиннее и лежит более впереди. Отсюда явствует, что путь мочи идет преимущественно справа налево.

* Я не сомневаюсь, что переход справа налево также подвержен определенной норме и что таким образом определенная форма спиральных ходов также может быть указана, если не может быть сохранено направление направо. Однако нарушения здесь так многочисленны и указание определенного типа настолько затруднительно, что эта попытка завела бы нас слишком далеко. Во всяком случае, я считаю движение направо господствующим и свойственным всем системам. Этим и приходится здесь удовольствоваться.

Если бы деятельность почек состояла преимущественно в том, что они, притягивая венозную кровь, сами лишь позволяли моче вытекать, то они в таком случае подчинялись бы общему закону.*

Сказанного достаточно для подтверждения того, что в своей пластической части тело позвоночных подчинено органическому стремлению, направленному в правую сторону, и что отношения, характерные для типа моллюсков, имеют свое место в этой половине тела позвоночных.

h. Подчиненные типы.

Таким образом, мы рассмотрели четыре главных типа животных, и для нашей цели достаточно лишь вкратце заметить, что эти главные типы изменяются в своих подчиненных формах подобно вариациям на одну и ту же тему. Таким образом, члены расчлененного ряда, будучи сходны между собой, то располагаются подобно одной линии, то группируются вокруг средней точки. Таким путем образуются вариации главного типа, которые можно представить как бы расположенными вокруг него, притом они стоят ближе к главному типу, если они в более чистом виде представляют данный тип, другие же отходят от него дальше. Эти подчиненные типы, связанные определенной степенью образования, дают то, что мы называем классами. При этом выступают то те, то другие жизненные особенности, или правильнее сказать — организация жизни в том или другом направлениях порождает как раз вариации основных типов, поскольку и сами они существенно различны в своих жизненных проявлениях. Так, среди позвоночных у птиц выражены те особенности, в которых выказывается их отношение к воздуху. Воздух проникает

* Однако в целом преобладание правой почки над левой не является всеобщим, даже у змей. Иногда длина правой уравновешивается большей толщиной левой почки, как я замечал у Vipera Berus, но у Tortrix Scytale я обнаружил явное преобладание правой почки, как это указано Меккелем и Финке. Замечательно, что выделительная система — единственная, которая представляет уклонение также и в периферическом типе.

все их тело, и именно к воздуху приспособлены их передние органы движения. Совершенно то же самое представляют собою крылатые насекомые в ряду членистых животных. Классы животных, в свою очередь, делятся на меньшие вариационные группы, которые мы называем семействами и которые отражают не только главный тип, но отражают и тип класса — с особыми модификациями, которые образуют признаки семейства. Модификации меньшей степени в этих признаках семейств дают роды. Так дело идет и дальше, вплоть до видов и разновидностей.

Если правильно, что большие и малые группы животных подчинены двойной зависимости — большей или меньшей высоте развития и изменчивости главных типов в их незначительных различиях — и этот процесс идет далее, то надо признать, что линейное развитие всего животного царства является неправильным представлением.

§ 4

Применение этого взгляда к истории индивидуального развития

а. Эмбрион достигает все большей степени развития.

От этого обзора постоянных отношений между разными взрослыми животными, перейдем к истории образования отдельных особей.

Прежде всего ясно, что отношения, которые мы назвали высшей и низшей ступенями образования животных, совершенно соответствуют все более проявляющемуся гистологическому и морфологическому обособлению (ср. схол. III, с, d). Итак, в этом отношении имеется большое соответствие. Та основная масса, из которой состоит эмбрион, отвечает массе тела простейших животных. У тех и у других замечаются мало определенные формы тела, незначительно выраженная полярность частей, и гистологическое обособление стоит у них еще позади морфологического. Если мы переберем теперь низших животных, заметим у одних из них более значитель-

ное внутреннее развитие, чем у других, и согласно этому развитию расположим их в один ряд, или предположим, что они развились друг от друга, то необходимо найти соответствие между действительно существующей, исторически обоснованной последовательностью и другой генетически мыслимой линией, основываясь именно на данном развивающемся внутреннем обособлении. И действительно удается показать, что существует множество соответствий между эмбрионом высших животных и постоянной формой низших.

b. Однако он не переходит из одного типа в другой.

Однако этим самым еще не доказано, что каждый эмбрион более высокой животной формы постепенно переходит через низшие животные формы. Скорее представляется, что тип каждого животного с самого начала фиксирован в зародыше и управляет всем развитием.

Наш рассказ об истории развития цыпленка есть лишь длинный комментарий к этому утверждению. Спинная струна представляет собою всего ранее обособляющуюся часть. От нее отходят кверху спинные пластинки, затем вскоре появляются и брюшные пластинки и обособляется спинной мозг. Все эти образовательные моменты возникают весьма рано, и ясно, что с этого времени не может быть более и речи о соответствии эмбриона с каким-нибудь беспозвоночным животным, более того, все особенности, которые воспроизводят существенный характер позвоночного животного, выступают первыми. Но начало истории развития для всех классов позвоночных очень сходно. В силу этого мы можем сказать не только по отношению к птицам, но и в более общей форме: *эмбрион позвоночных есть с самого начала позвоночное животное*, и никогда не бывает в соответствии с каким-либо беспозвоночным животным. Однако взрослое животное, которое имело бы тип позвоночного и столь малое гистологическое и морфологическое обособление, как эмбрион позвоночных, нам не известно. *Таким образом эмбрионы позвоночных в своем развитии не проходят через стадии*

никаких (известных нам) взрослых животный форм.

c. Основной тип образуется прежде всего, затем — все более подчиненные вариации.

Разве нельзя, однако, установить какой-либо закон для истории развития особи как представителя особой органической формы? Я думаю, что да, и хочу попытаться развить его из следующих соображений. Эмбрионы млекопитающих, птиц, ящериц и змей, вероятно, и черепах, в ранних своих состояниях необыкновенно сходны между собою, как в целом, так и в развитии отдельных частей, настолько сходны, что часто их можно различить только по величине. У меня имеются два маленьких эмбриона в спирту, для которых я забыл написать название, и я теперь уже не в состоянии определить класс, к которому они принадлежат. Это могут быть ящерицы, маленькие птички или совсем молодые млекопитающие; настолько сходно образование головы и туловища у этих животных. Конечности же у этих эмбрионов еще отсутствуют. Но если бы они и были на первой стадии образования, то все же они ничего не могли бы сказать нам, так как ноги ящериц и млекопитающих, крылья и ноги птиц и руки и ноги человека развиваются из той же самой основной формы. Итак, чем дальше мы заходим в историю развития позвоночных, тем более сходными оказываются эмбрионы и в целом, и в отдельных частях. Лишь постепенно выступают те особенности, которые сперва характеризуют более крупные разделы позвоночных, затем более мелкие особенности. Таким образом, из более общего типа образуется более специальный. Развитие цыпленка подтверждает это в каждый момент. Вначале, когда замыкается спинной мозг, это — позвоночное животное и только. Когда эмбрион отшнуровывается от желтка, когда у него зарастают жаберные щели и выступает мочевой мешок, — перед нами позвоночное животное, которое не может жить свободно в воде. Лишь позднее вырастают обе слепые кишки, обозначаются различия между конечностями и образуется клюв; легкие смещаются кверху; становятся заметными зачатки воздушных мешков, и уже

нельзя более сомневаться, что перед нами — птица. В то время как особенности птицы выступают еще заметнее благодаря дальнейшему развитию крыльев, воздушных мешков, срастанию хрящей в средней части ноги и т. д., исчезает плавательная перепонка, и становится ясно, что перед нами — наземная птица. Клюв и ноги переходят от общей формы в особую, образуется зоб, желудок еще ранее делится на две полости, появляется носовая крышечка. Птица принимает характер куриных птиц и, наконец, домашней курицы.

d. Чем менее развитие продвинулось вперед, тем более сходными являются весьма различные животные.

Непосредственным следствием предыдущего и лишь измененным выражением вышесказанного будет следующее: чем различнее две животные формы, тем дальше надо вернуться назад в историю их развития, чтобы обнаружить их сходство.* Чтобы показать справедливость этого отношения не только для позвоночных, мы хотим привести несколько примеров из мира низших животных. Различие между длиннохвостыми и короткохвостыми раками не очень велико. Речной рак в середине своего эмбрионального развития имеет довольно короткий хвост по сравнению с широким грудным отделом, и его было бы трудно отличить от короткохвостых раков, так как последние, согласно изображению Ковалини, имеют в эмбриональном состоянии относительно длинные хвосты. Чем дальше мы будем отступать в истории развития назад, тем больше сходства мы найдем между ротовыми органами рака и его ногами, так как в начале развития ротовые органы по существу не более как передние конечности. Таким образом, мы имеем здесь не только близость к основному типу (совпадение родственных органов), но и сходство со Stomatopoda, Amphipoda и Isopoda, которые во взрослом состоянии гораздо больше отличаются от Decapoda, чем эти последние между собою. К этому надо прибавить, что у

* Это замечание не снимает более раннего замечания, имеющегося в первом схолии, о неопределенности этих форм в раннем состоянии.

Decapoda, согласно указанию Ратке (Iris, XVII, стр. 1098), сердце появляется в веретенообразной форме и, вероятно, имеется еще много совпадений, до сих пор не выясненных.

Еще ранее, когда ноги у раков закладываются по бокам в виде небольших узелков и жабры еще незаметны, нельзя не признать сходства также и с истинными насекомыми в зародышевом состоянии последних. Бабочку и пилильщика в состоянии взрослых личинок легко можно смешать. Хотя подобных личинок сравнивали с червями, но надо сказать, что различие между ними в существенных чертах еще очень велико. Последние, т. е. черви, имеют красную кровь и не имеют воздухоносных сосудов. У первых — как раз наоборот. На самом деле взрослые гусеницы гораздо более похожи на многоножек, и только очень рано, пока не развились воздухоносные сосуды, которые, вероятно, образуются путем гистологического обособления, у них заметно близкое сходство с зародышем пиявки, пока последний еще не имеет красной крови.

Эти замечания приводят нас к вопросу о том, нельзя ли, отступая все время назад, достичь такой степени развития, на которой эмбрионы позвоночных и беспозвоночных сходны между собою. Я постараюсь доказать в позднейшем добавлении, где речь пойдет преимущественно о различии в схеме развития главных типов, что и членистые животные начинают свое развитие с образования первичной полоски. Таким образом, в течение этого короткого момента устанавливается сходство между ними и позвоночными. Вероятно, в состоянии зародыша имеется сходство между всеми эмбрионами, которые развиваются из настоящих яиц. Здесь лежит существенное основание для того, чтобы видеть в зародыше животное как таковое (схол. II).

Когда в зародыше птицы образуется первичная полоска, то мы, правда, склонны сказать: отсюда начинается эмбрион. Но по существу это лишь *момент*, когда *вза-*

родыше выступает тип позвоночных, ибо первичная полоска ни в коем случае не есть весь эмбрион, так как части, которые преобразуются в брюшные пластинки, лежат, очевидно, в зародыше рядом с нею. Это только часть зародыша, которая впервые начинает свое индивидуальное образование. Так называемый зародышевый диск совершенно ясно заметен на яйцах членистых животных. Почти наверное он имеется и у моллюсков, так как яйцо улитки имеет неравномерную окраску поверхности; кроме того я совершенно ясно видел зародышевый слой и зародышевый пузырек, которые являются предшественниками зародыша. Вследствие этого мне представляется очень вероятным, что все истинные яйца имеют обособленный зародыш.

е. При первом возникновении все животные, вероятно, одинаковы и представляют полые шарики.

Итак, чем дальше мы отступаем назад по линии развития, тем больше сходства находим у очень различных животных. Таким образом, мы поставлены перед вопросом: не тождественны ли в основном все животные в начале своего развития, и нет ли для всех одной общей первичной формы? Мы уже заметили, что всем настоящим яйцам, повидимому, присущ обособленный листовидный зародыш. Такой зародыш, как кажется, отсутствует у зародышевых зерен, насколько нам известно их развитие. Последние кажутся с самого начала плотными; однако, вполне возможно, что уже при отделении от тела матери они имеют внутреннюю полость, подобную центральной полости желтка, которая не видна в микроскоп только благодаря толщине иногда довольно темных стенок. Но если предположить, что они были вначале плотными, а потом сделались полыми, как это я, повидимому, наблюдал на зародышевых зернах Cercaria и Bucephala,* то мы все же должны признать, что первый акт их самостоятельного проявления жизни состоит в образовании полости, вследствие чего они делаются полыми толстостенными пузырьками. Зародыш в яйце, согласно схолию II, с, также надо рассматривать

* Nova Acta Acad. C. L. C. Nat. cur. vol. XIII, pars II, стр. 653.

как пузырек, который в птичьем яйце хотя и обрастает постепенно желток, но уже вначале дополняется желточной оболочкой, в яйце лягушки имеет форму пузырька еще раньше, чем образуется тип позвоночного, а в яйце млекопитающих пузырек, повидимому, уже с самого начала окружает незначительную массу желтка.* Но так как зародыш сам по себе есть несформированное животное, то можно не без основания утвержать, что простая форма пузырька есть общая основная форма, из которой развиваются все животные не только по идее, но исторически. Зародышевые зерна переходят в форму самостоятельных животных непосредственно под влиянием собственной силы, яйцо же — только после того, как его женская природа будет снята путем оплодотворения (ср. королларий к схол. I). После этого воздействия наступает обособление зародыша от желтка, или тела от питательного материала. Образование полости в зародышевом зерне есть то же самое. Однако в яйце с самого начала имеется твердый питательный материал (желток), или жидкий питательный материал в центральной полости; но твердый питательный материал вскоре также разжижается.

f. Индивидуальное развитие высших животных не протекает в совершенных формах низших животных.

Отметив выше, что для установления сходства между двумя животными формами надо итти по линии развития обратным путем — и тем дальше, чем эти формы более отличаются друг от друга, мы тем самым признаем в качестве закона индивидуального развития:

1) Что в каждой большой группе общее образуется раньше, чем специальное.

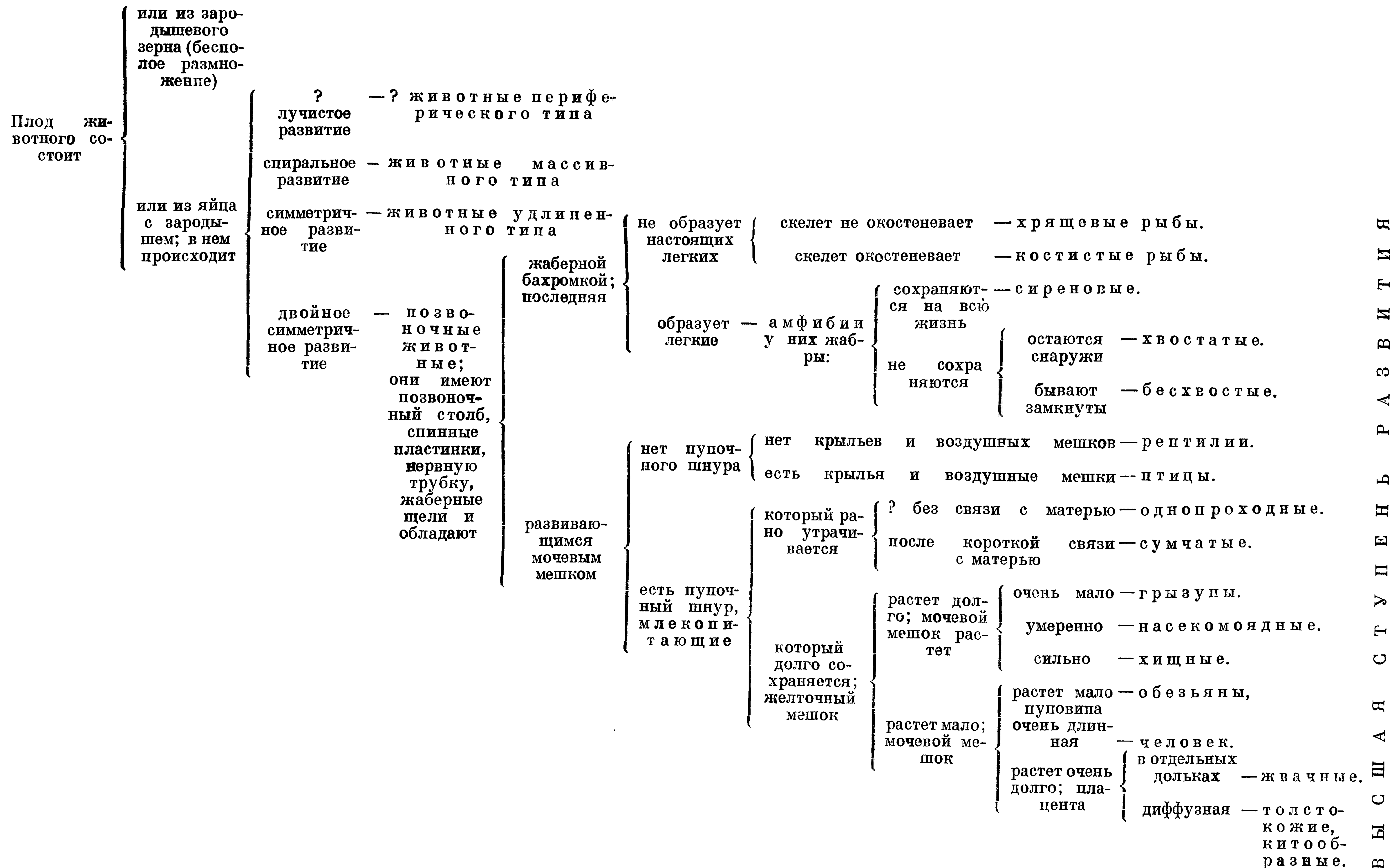
С этим вполне согласуется, что форма пузырька есть общая исходная форма; ибо что является наиболее всеобщим для всех животных, как не противоположность между внутренней и наружной поверхностью?

---

* Heusinger's Zeitschrift für organische Physik. Bd. II, стр. 173.

ИЗОБРАЖЕНИЕ ХОДА РАЗВИТИЯ

(к схолию V. § 4, g и короллярию 4)



2) В отношениях между формами из всеобщего образуется менее общее и т. д., пока, наконец, не выступает самое специальное.

Это было установлено уже выше — на примере позвоночных, а именно, птиц, а также на примере членистоногих животных. Мы выдвигаем это положение еще раз, чтобы присоединить к нему в качестве непосредственного следствия из него следующие положения о задачах исследования:

3) Каждый эмбрион определенной животной формы вместо того, чтобы проходить через другие определенные формы, напротив, отходит от них.

4) Следовательно, в основном эмбрион высшей формы никогда не походит на другую животную форму, но только на ее эмбрионы.

Только вследствие того, что наименее развитые животные формы недалеко ушли от эмбрионального состояния, они сохраняют некоторое сходство с эмбрионами высших животных. Таким образом, если наше представление об этом предмете обосновано, то это сходство ни в каком случае не обусловлено историей развития высших животных, но представляет лишь следствие организации низших животных.

g. Индивидуальное развитие есть переход от более общих форм к более специальным.

Развитие эмбриона в отношении к типу организации происходит как бы в духе так называемого аналитического метода французских систематиков, причем эмбрион все время обособляется от родственных форм, одновременно переходя от низших ступеней своего развития к высшим. Мы изображаем эти отношения на прилагаемой схеме (см. стр. 322). В отдельных частностях она так же мало удовлетворительна, как всякая попытка представить органические отношения на одной плоскости. Отдельные детали всегда должны иметь значение для всей характеристики, например образование крыльев и воздушных мешков — для общей

характеристики птиц. При этом наша схема, возможно, является очень неполной, так как изучение большинства животных форм едва начато.

Эта схема должна наглядно показать, каким образом решается вопрос, является ли данный плод настоящим яйцом или зародышевым зерном (органом бесполого размножения), как, далее, в зародыше, скрытом в яйце, все животные еще схожи между собой (см. этот схол. § IV, e), как затем основной тип фиксируется (мы называем это выступанием эмбриона), причем пока еще должно остаться неясным, образуется ли из такого настоящего яйца, допустим, лучистое животное. Если при развитии выступает тип позвоночного, то вначале эмбрион представляет собою лишь позвоночное вообще, не имеющее определенного характера. У всех таких эмбрионов появляется спинная струна, спинная и брюшная трубки, жаберные щели, жаберные сосуды, сердце с простою полостью. Но после этого наступает обособление. У одних зародышей вырастают жаберные бахромки и отсутствует мочевой мешок, у других — жаберные щели срастаются и образуется мочевой мешок. Первые суть водяные животные, хотя они таковыми не все останутся, вторые — обитатели воздуха. Последние все получают легкие. Проследим сперва первый ряд животных! Эмбрионы их в течение долгого времени очень похожи друг на друга, они выращивают длинные хвосты и двигаются при помощи их в воде. Зато у них развиваются конечности очень поздно и слабо по сравнению с другими зародышами. Они либо никогда не получают настоящих легких и, таким образом, развиваются в рыб, либо у них образуются настоящие легкие. В последнем случае легкие развиваются либо слабо, причем жабры сохраняются на всю жизнь и животные превращаются в сиренид, либо легкие развиваются сильнее и жабры остаются свободными до прекращения их функции (саламандры), либо жабры зарастают, хвост исчезает и вместе с ним пропадает и сходство с рыбой (бесхвостые батрахии).

Во втором ряду позвоночных, у которых нет никаких наружных жабер, имеется существенное различие в том, что у одних образуется простой пупок (рептилии и птицы), у других же этот пупок вытягивается в шнур, причем он, как кажется, образуется в общем быстрее (схол. II, b). Каким образом птицы обособляются от амфибий, об этом уже сказано выше. Вероятно, скоро возникает и различие в сосудистой системе, изменения которой у амфибий пока еще не известны. Пока жаберные щели у ящерицы еще открыты, ее сердце выглядит совершенно так же, как у птиц в то же время. Также постепенно, как выступает специальный характер семейства и рода у птиц, выступает он и у млекопитающих. Свинья и собака вначале очень схожи и имеют короткое, похожее на человеческое, лицо. Еще дольше сохраняется сходство между свиньей и жвачными, у которых боковые копыта почти столь же длинны, как оба средних. Впрочем, зародыши млекопитающих еще далеко недостаточно изучены, чтобы можно было установить, чем и когда они отличаются друг от друга. Лучше всего нам известны отличия в форме и строении плода. Так как последние очень разнообразны по своей форме и по своему отношению к матери, то для того, чтобы не исключать млекопитающих из схемы, я сделал попытку предварительно разделить их по строению яиц. А именно, эмбрионы можно разделить прежде всего на такие, которые рождаются рано, и на такие, которые появляются на свет в завершенном виде. К первым относятся яйца однопроходных, которые по всей вероятности выделяются в целом виде. У сумчатых эмбрион уже освобождается от яйцевых оболочек. Яйца, которые дольше задерживаются в теле матери, можно разделить на три главных категории.

К первой категории я отношу яйца, в которых желточный мешок растет еще долго. Они дают млекопитающих с узкими крючковидными ногтями (когтями). У некоторых из них мочевой мешок рано останавливается в развитии, и плацента сосредоточена в одном месте или является двулопаст-

ной,* — это грызуны; другие отличаются умеренным развитием мочевого мешка — насекомоядные; у третьих он обрастает весь амнион в поперечном направлении, и плацента имеет форму пояска (хищные). Ко второй категории долго развивающихся яиц принадлежат яйца, в которых и желточный мешок, и мочевой мешок малы, плацента тоже мала и является односторонней, причем, как кажется, она противоположна по своему расположению плаценте грызунов. Амнион и пупочный шнур здесь достигают наибольших размеров. Из этих яиц развиваются животные с плоскими когтями и трехлопастными полушариями большого мозга.** Третья категория яиц имеет быстро исчезающий желточный мешок, но огромного размера, разрастающийся в обе стороны мочевой мешок. Из таких яиц развиваются копытные и ластоногие, причем парнокопытные имеют плаценту, распределенную по всему яйцу, хотя и собранную в отдельные дольки. Другие же копытные и китообразные имеют равномерно распределенную плаценту.*** При этом главные различия млекопитающих также очень рано определяются в яйце, потому что яйцо бывает длинным или коротким, сообразно с тем, сильно ли разрастается мочевой мешок или нет.**** В первом случае зародыш получает не только более широкое роговое покрытие на пальцах, но

* Указание на то, что мочевой мешок у грызунов остается небольшим, я должен приписать Кювье, потому что в моих прежних изысканиях я не обратил на это надлежащего внимания, а в настоящее время в течение уже трех месяцев безуспешно старался достать беременных крольчих. Я недавно наблюдал, что у ежа — следовательно, у насекомоядного — мочевой мешок умеренных размеров.

** Было бы очень интересно изучить яйца маки, чтобы узнать, очень ли они похожи на яйца обезьян, или нет.

*** Согласно письменному сообщению Рудольфи, хорион дельфина имеет сходство с хорионом лошади. Согласно Бартолину, это должна быть placenta exilis.[59]

**** Может быть, это различие заметно еще раньше, во внешней плеве эмбриона. См. мою работу: Ueber die Gefässverbindung zwischen Mutter und Frucht. Leipzig, 1828.

также сложный желудок и то, что с ним связано: длинные челюсти, плоский челюстной сустав, обычно сложные зубы, неспособность хватать и лазать и т. д. В общем, это — пластический ряд среди млекопитающих.

Я не могу обойти одного возражения, направленного против всего моего взгляда, которое основано, повидимому, на том, что иногда эмбрионы близко родственных животных довольно значительно отличаются друг от друга. Так, например, эмбрионы змей очень рано свертываются и поэтому довольно значительно отличаются от зародышей ящериц. Это зависит, повидимому, от того, что тип позвоночного здесь очень сильно вытянут в длину. Вскрытие показывает большое сходство во внутреннем строении, и, так как задний конец тела ящерицы тоже завернут в спираль, то различие основано здесь лишь на том, что тип позвоночных, как он проявляется у змей, более вытянут в длину, и вообще к а ж е т с я большим, чем он е с т ь на самом деле, так как здесь он лежит в неприкрытом виде. Подобным же образом личинки некоторых насекомых при внешнем осмотре кажутся очень различными у различных родов. Повидимому, здесь многое зависит от того, более долгое или короткое время пребывали они в яйце. Но это единственное возражение против высказанного мною взгляда, которое мне известно, также не будет иметь значения, если не будст доказано внутреннее различие родственных друг другу личинок.

О прохождении эмбриона через весь ряд животных уже потому не может быть и речи, что эмбрион никогда не переходит из одного главного типа в другой. Но наша схема также наглядно показывает, что эмбрион никогда не переходит через другую животную форму, но только через индиферентную стадию между своей собственной формой и другой, и чем дольше он развивается, тем меньше различие в формах, между которыми лежит стадия индиференции. В самом деле, наша схема показывает, что эмбрион известной животной формы вначале бывает только неопределенным позвоночным живот-

ным, затем — неопределенной птицей и т. д. Но так как эмбрион одновременно преобразуется внутренне, то в ряду своих преобразований он становится все более развитым животным.

Но, возразят нам, если этот закон развития верен, как было возможно привести в пользу первого взгляда так много достоверных данных? Дело объясняется довольно просто. Во-первых, различие не так велико, как это кажется при первом взгляде; во-вторых, я полагаю, что устанавливая это воззрение, вначале сделали допущение, а затем забыли, что оно не было доказано; но самое главное — не приняли во внимание различия между типом организации и стадией ее развития. Поскольку эмбрион постепенно развивается путем прогрессирующего гистологического и морфологического обособления, он в этом отношении должен быть похож на менее развитых животных тем в большей степени, чем он моложе. Далее, различные животные формы то в большей, то в меньшей степени отклоняются от главного типа. Конечно, и сам тип нигде не выдержан в чистоте, но лишь в известных модификациях. Поэтому, как мне кажется, совершенно необходимо, чтобы те формы, у которых их биологический характер выражен сильнее всего, наиболее уклонялись бы от основного типа. Дело в том, что во всех основных типах, если я установил это правильно, имеется налицо равномерное распределение органических элементов. Когда образуются господствующие центральные органы, и прежде всего — центральная часть нервной системы, по которой мы в большинстве случаев и можем судить о высоте организации, то тип по необходимости значительно модифицируется. Черви, многоножки имеют однорядно-членистое тело и стоят к главному типу ближе, чем бабочки. Если верен закон, что при индивидуальном развитии главный тип определяется прежде всего, а затем следуют модификации, то неразвившаяся бабочка должна быть более похожа на развитую сколопендру и даже на развитого круглого червя, чем наоборот — молодая сколопендра или

молодой круглый червь на взрослую бабочку. Если не принять во внимание особенностей червя, например наличие у него красной крови, которую он получает уже довольно поздно, то легко сказать, что бабочка вначале развития бывает червем. Еще яснее это у позвоночных. Рыбы меньше отходят от основного типа, чем млекопитающие и особенно — человек, с его большим мозгом. Поэтому совершенно естественно, что эмбрион млекопитающего более похож на рыбу, чем эмбрион рыбы — на млекопитающее. Если же видеть в рыбе не более как мало развитое позвоночное (это и есть то необоснованное допущение, о котором мы упоминали выше), то млекопитающее надо считать за более высоко развитую рыбу, и тогда будет вполне последовательным утверждение, что эмбрион позвоночного животного вначале бывает рыбой. Вследствие этого я позволил себе выше утверждать (§ 1), что с господствующим взглядом на закон развития необходимо связано представление об односторонней лестнице животных. Но рыба — не только несовершенное позвоночное, но кроме того имеет характерные черты рыбы, как это ясно показывает история развития.

Но довольно! Я сделал попытку для уяснения хода развития показать, что эмбрион человека во всяком случае ближе к рыбе, чем наоборот, так как он далеко отстоит от основного типа; только на этом основании принято много проблематического, как, например, пупочный шнур у однопроходных. В деталях наша схема также мало может дать правильных представлений, как и всякая другая картина органического родства, сделанная на бумаге, даже в том случае, если бы изучение этих отношений было бы закончено, а оно ведь едва лишь начато.

В заключение этого параграфа дадим его сводку в целом. Развитие каждой отдельной определенной животной формы определяется двумя обстоятельствами: 1) прогрессирующим развитием животного тела благодаря растущему гистологическому и морфологическому обособлению; 2) последовательным образованием из общих форм более специальных.

КОРОЛЛЯРИИ К СХОЛИЮ V

История развития бросает истинный свет на изучение органических тел. При каждом шаге она находит свое применение, и все представления, какие мы имеем о взаимных отношениях органических тел, подвержены влиянию наших знаний об истории развития. Было бы почти бесконечной работой пытаться привести доказательства этого для всех отраслей естествознания. Но поскольку все эти представления должны сами по себе измениться при другом понимании процесса развития, я позволю себе остановиться на отдельных вопросах, чтобы показать влияние развитого здесь взгляда и, таким образом, доказать его обстоятельность. Я пытался построить эти прибавления или дополнения таким образом, чтобы предыдущее служило для уяснения последующего, но это мне не во всех случаях удалось, так как я не хотел вводить много пояснительных частностей. Кроме того, возможны жалобы на повторения. Однако большая часть повторений происходит вследствие того, что все эти высказывания суть не что иное, как размышления по поводу содержания данного схолия.

ПЕРВЫЙ КОРОЛЛЯРИЙ. ПРИМЕНЕНИЕ ЭТОГО СХОЛИЯ К УЧЕНИЮ ОБ ОСТАНОВКАХ В РАЗВИТИИ

В настоящее время не стоит доказывать, что уродства можно понять, лишь зная процесс правильного развития. Я позволю себе сказать только об остановках в развитии, потому что разные авторы считают, что объяснение этих уродств неотделимо от взгляда на высших животных, как на таких, которые проходят при своем образовании стадии развития специальных низших форм. Таким образом, эти авторы хотят думать, что, возражая против такого мнения, возражают тем самым против идеи об остановках в развитии. Однако учение об остановках в развитии стоит слишком прочно, чтобы быть поколебленным благодаря изменению взгляда на после-

довательную смену различных морфологических особенностей в развитии высших организмов. Но на такие уродства надо смотреть не как на воспроизведение других животных форм, через которые якобы должен пройти эмбрион, но просто как на частичную остановку на ранней ступени собственного развития. Иногда, правда, бросается в глаза сходство в отдельных частях с какой-либо из взрослых форм, но легко доказать, что это не обусловливает уродства, но является результатом другого рода отношений: 1) или потому, что данная взрослая форма стоит ближе к основному типу, так что остановка какой-либо более высокой формы на ранней ступени развития должна по необходимости сблизить обе формы; 2) или потому, что оставшееся неизменным строение может приблизиться к строению той же части тела у другого животного. Так, например, у человека нос иногда удлинен в хоботок, напоминающий хоботок свиньи. Однако человеческий нос никогда не проходит через образовательную стадию, когда он похож на нос свиньи. Более того, нос свиньи на четвертой неделе эмбрионального развития не только не похож на нос человеческого эмбриона на ранней стадии развития, но более напоминает нос взрослого человека. Указанное явление вполне согласуется с общим правилом. Носы млекопитающих, дышащих воздухом, обыкновенно не выступают над челюстями. Уродство в виде свиного хоботка является, таким образом, для человеческого носа позднейшим образованием, без того, чтобы эта форма произошла через посредство других форм. Если у человека имеется хоботок вроде свиного, то это не остановка в развитии, но следствие ненормального образования органа, которое ведет к тому же результату, как и у свиньи, где хоботок является следствием нормальных отношений. Поскольку речь зашла об уродливом образовании носа, я напомню о так называемой волчьей пасти как о несомненной остановке в развитии, которая также несомненно не является воспроизведением постоянной стадии какой-либо другой животной формы.

ВТОРОЙ КОРОЛЛЯРИЙ. ПРИЛОЖЕНИЕ ДАННОГО ВЗГЛЯДА К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ОТДЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ У РАЗЛИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ФОРМ

Ближайшее знакомство с историей развития будет для нас также единственным твердым основанием для присвоения подходящих названий и для правильного взгляда на органические части различных животных форм; уже и в настоящее время можно кое-что сообщить в этом направлении.

Поскольку каждый орган является тем, что он собою представляет, лишь благодаря характеру его развития, то его истинное значение можно познать, лишь зная способ его образования. В настоящее время мы судим об органах по большей части на основании неопределенного предчувствия, вместо того чтобы смотреть на каждый орган как на изолированную часть соответствующего основного органа, и с этой точки зрения разбираться в сходстве и различии разных типов позвоночных. Дело в том, что каждый тип имеет не только свои основные (фундаментальные органы), но в каждом типе эти последние делятся на индивидуальные органы, которые могут не вполне совпадать с тем, чем они являются в другом типе. Поэтому мы нуждаемся в совершенной номенклатуре, которая не только прилагала бы названия органов из типа позвоночных к органам других типов, но давала бы последним особые названия, если они другого происхождения. Хотя для исполнения такого требования нехватит и сотни лет, но тем не менее было бы хорошо обратить на этот предмет внимание. Во всяком случае, часто уже непосредственное наблюдение над образованием животного приводит к познанию существенной разницы; но, повидимому, на эти обстоятельства обращают недостаточно внимания.

Прежде всего я напомню о вопросе, как следует именовать ряд нервных узлов на брюшной стороне членистых животных. Несомненно, что они не образуют спинного мозга, так как последний состоит из нервной трубки, которая появляется только в плане развития позвоночных. Так же мало можно

уподобить эти узлы симпатической нервной системе позвоночных, так как они обслуживают произвольные мышцы, и так как пластическая нервная система лежит у членистых животных на спинной стороне. Скорее это окончания парных нервов анимальной части, и именно поэтому, как уже заметили Вебер[60] и Тревиранус,[61] их можно уподобить у позвоночных так называемым спинно-мозговым нервам с их спинными ганглиями, в том месте, где эти нервы соединяются со спинным мозгом. Однако эти нервы у членистых животных образуют только один ряд узлов центральных и периферических частей тела, поскольку вся анимальная часть тела у этих животных имеет простую, а не двойную симметрию.

Назвать ли переднюю пару нервных узлов у членистых животных мозгом или не назвать так — всецело зависит от того, какое значение хотят придать слову «мозг». Разумеется, это не тот о р г а н, который мы именуем мозгом у позвоночных, потому что мозг есть передний конец нервной трубки, каковой у членистых животных не имеется. Скорее это — самая передняя пара в ряду ганглиев, и поскольку их сравнивают со спинными ганглиями позвоночных, выходит, что этот так называемый мозг у животных удлиненного типа соответствует Гассерову узлу позвоночных. Он точно так же принимает в себя чувствительные нервы. Повидимому, большое значение придается тому, что этот мозг лежит н а д глоткой. Мне кажется, что это неправильный взгляд. Он лежит, строго говоря, п е р е д глоткой. Дело в том, что ротовое отверстие у животных удлиненного типа, если рассматривать их в идеальном плане, лежит не на переднем конце тела, но обращено вниз, совершенно так же, как у типа позвоночных ротовое отверстие находится не на переднем конце тела, но несколько ниже него, на брюшной стороне, вследствие чего часть брюшных пластинок, а именно те, которые образуют окружение носовой полости, лежат впереди и над ротовым отверстием. У цыпленка очень ясно видно, что ротовое

отверстие прорезывается книзу. У членистых животных ротовое отверстие принадлежит к нижней половине простого кольца; это очень ясно видно у раков, но также и у таких форм, которые менее отступают от основного типа — у аннелид. Например у дождевого червя это обстоятельство наглядно подтверждается так называемым хоботком, выступающим за ротовое отверстие. Он заключает в себе первые несовершенно образованные кольца. Если у членистых животных ротовое отверстие находится в передней части тела, но все же лежит на нижней его поверхности и отвечает переднему концу брюшной стороны, то одна пара нервных узлов должна по



необходимости лежать перед ротовым отверстием; то обстоятельство, что она лежит ближе к верхней стенке тела, чем нижние узлы, зависит частью от присутствия рта, частью потому, что эта пара лежит именно на самом переднем конце. Очень часто она лежит, действительно, в той же самой плоскости, что и остальные (брюшные узлы), как это мы видим у раков, где ротовое отверстие значительно смещено назад, и у насекомых, у которых ротовое отверстие на голове более или менее обращено вниз. Только у аннелид эта пара узлов занимает определенное положение, и лишь немного смещена кверху. Наш рисунок (см. выше) показывает наглядно, что так называемый мозг насекомых имеет значение нижних ганглиев и что окологлоточное кольцо — лишь вторичное образование, связанное с местом прорыва рта и вызванное симметрией строения организма и необходимостью связи между всеми ганглиями.

Я не вижу никакого противоречия в том, что этот так называемый мозг по своей форме часто отличается от остальных ганглиев, ибо и эти последние тем меньше похожи между

собою, чем разнообразнее сложены соответствующие отрезки тела. То обстоятельство, что этот мозг часто (хотя и не всегда) обладает более значительной массой, является непосредственным следствием его нахождения на переднем конце тела, на что я указываю в 4-м королларии.

Однако если под именем мозга подразумевать не какой-либо определенный орган, но центральную часть нервной системы вообще, или ту нервную массу, которая получает чувственные восприятия, то в таком случае насекомым можно во всяком случае приписать мозг. Но тогда надо сознательно придерживаться этого значения и рассматривать в качестве мозга слияние нервных узлов в грудной части пауков. Получается род двигательного мозга!

То же относится к окологлоточному нервному кольцу моллюсков. Это не тот орган, который мы называем мозгом, так же, как и у головоногих, но лишь центральная часть нервной системы, которую можно сравнить по ее общим связям с пластической нервной системой позвоночных, но которая имеет иную форму, так как она не примыкает к головному и спинному мозгу, как управляющему центру. Так называемый мозг головоногих можно считать не чем иным, как нервным окологлоточным кольцом брюхоногих. У последних ганглии слились, у первых они более раздельны. Это не что иное, как центр пластической нервной системы, и его можно сравнить только с теми ганглиями, которые у позвоночных отдают волокна в органы чувств и другие части головы, но не имеют в данном случае никакого руководящего центра и подчинены головному мозгу. Если у позвоночных обратить внимание на ganglion maxillarae, к которому отходит нерв от уха, в связи с ganglion caroticum, petrosum, Vidianum, ciliare, и волокнами, которые отходят в органы чувств и к аппарату глотки, то тоже получается кольцо, через которое проходит начало пищеварительного канала.

Другие органы еще нагляднее показывают нам, что каждую часть тела можно понять только в ее связи с типом

и развитием из последнего. Дыхательные трубочки насекомых являются, конечно, воздухопроводящим аппаратом, но это не тот орган, который мы называем у позвоночных дыхательной трубкой, так как последняя развивается из слизистокожной трубки, а дыхательные трубочки насекомых должны возникать из наружного покрова либо путем гистологического обособления, либо путем впячивания.

Случается, что одно и то же наименование прилагают к различным органам лишь за неимением другого слова, но разница всем понятна. Так, например, ни один анатом не приравнивает крылья насекомых к крыльям птиц. Хорошо известно также, что конечности весьма различны по строению своих первых членов. Для антенн с полным правом применяют особое слово. У позвоночных антенны вообще отсутствуют. По существу это крылья головного кольца, на это указывает не только их положение, но и способ развития. У куколок они имеют то же самое расположение, что и крылья, с той только разницей, что они отходят от головной части. Именно поэтому они одноименны с боковыми придатками ракообразных. Каковы бы ни были чувственные восприятия этих антенн, но все же это не осязательные, обонятельные и слуховые органы позвоночных, а представляют собою как бы чувствующие головные крылышки.

Мне хотелось путем этих соображений сделать понятным, что каждый тип надо изучать как таковой, что в основе каждого типа имеются свои собственные органы, которые никогда не повторяются целиком в других типах. Правда, иногда эти различия очень незначительны. Пищеварительный канал у всех животных образуется из плевы, обращенной к желтку. В нем можно заметить самые незначительные первоначальные различия. Но при дальнейшем расчленении на органы, хотя и можно найти различия в отдельных органах, но хорошо известно, что часто бывает крайне трудно назвать отдельные части, как, например, желудок и т. д. Это удавалось бы лучше, если бы мы определяли каждую часть только у животных

этого же типа. Известно, как затруднительно истолковать половые органы животных массивного типа, исходя из устройства органов позвоночных. Еще показательнее система щупальцев с их сосудами, какая имеется у различных лучистых животных, так как гребные пластинки Beroe и кольцевой канал некоторых (не всех) медуз также можно рассматривать как модификацию этой системы. У членистых животных и позвоночных животных мы не знаем ничего подобного. Эта система свойственна животным периферического типа.

Достаточно будет заметить, как мало отвечает природе идея о том, что все животные являются лишь рассеянными органами человеческого тела. Некоторые органы типа позвоночных могут, пожалуй, заключать в себе органы массивных или членистых животных, что для органов чувств представляется мне по меньшей мере вероятным.

Каким образом можно руководствоваться историей развития в определении значения органов даже у позвоночных, я, может быть, покажу в отдельной главе.

ТРЕТИЙ КОРОЛЛЯРИЙ. ПРИМЕНЕНИЕ К ПОЗНАНИЮ РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЕЙ ЖИВОТНЫХ

a. Родство животных в виде однолинейного ряда является господствующим представлением.

Выше я взял на себя смелость утверждать (схол. V, § 1), что идея линейной последовательности животных является в науке господствующей, и предвижу заранее, что это мое мнение будет признано заходящим слишком далеко, так как лишь немногие натуралисты наших дней высказываются за эту идею прямо и решительно и немалое число определенно высказалось против нее. Я должен поэтому в нескольких словах попытаться доказать мое утверждение.

Эта идея, как я думаю, имеет более бессознательных, чем сознательных приверженцев. А именно, мне кажется, что у нас укоренилось от давно прошедших времен много таких представлений, которые основаны на идее лестницы живых су-

ществ и даже без нашего ведома окрашивают наши взгляды на живую природу в определенный цвет, который не покоится на точном исследовании. Разве утверждения, что головоногие или ракообразные примыкают к рыбам и даже переходят в них, не являются выражением этого основного убеждения? На основании прямого и свободного сравнения организации этих животных можно ясно видеть, что они не могут происходить таким путем. Также непонятна связь между иглокожими и моллюсками. Разве эти попытки перекинуть мост между двумя отдаленными областями не является результатом стремления закрепить каждый член с обоих концов? Когда научились понимать строение ракообразных в господствующем типе членистоногих, то, увидев в них наиболее развитых животных данного типа (с чем я не могу согласиться), пожелали итти от них еще дальше вперед. Таким же путем решили, что от высших лучистых должен найтись ход в другие области. Но если, согласно нашему воззрению, мы будем смотреть на отдельные формы или группы форм как на вариации одной и той же темы, то мы обнаружим переходы лишь в отдельных случаях и только как следствие способности формы изменяться, а не как нечто обязательное и определенное. Тогда мы не будем вынуждены находить единство в гетерогенном, потому что не будем смотреть на лестницу живых существ как на нечто обусловливающее разнообразие форм животного мира.

Спорный вопрос, кто стоит выше,—членистые животные или моллюски,—как мне кажется, точно так же основан на этой идее однолинейного развития. Если усвоить надлежащим образом существо различных типов животных, то будет легко понятным, что в одном типе преобладают пластические образования, в другом — органы чувств и движения. Сердце и печень у моллюсков, и вообще их железы, не могли бы заставить нас поставить их выше членистых животных. Почти столь же односторонним было бы с нашей стороны желание поставить членистоногих выше моллюсков, хотя они в целом,

благодаря большему разнообразию их жизненных проявлений, скорее могли бы предъявить претензии на подобное положение. Но в основном каждый такой отдел животного царства имеет свою собственную мерку, которую можно извлечь только из его собственного типа. Чем больше гистологическое и морфологическое обособление, тем выше, согласно нашему взгляду, развитие внутри данного типа. Более слабое морфологическое обособление есть всегда приближение к основному типу. Поэтому аннелиды кажутся нам более низко организованными благодаря тождеству их члеников, несмотря на сосудистую систему, ограниченное развитие которой у насекомых легко понятно в связи с развитием у них воздухоносных сосудов. Немногим выше стоят для нас многоножки, ротовые части которых еще являются настоящими головными конечностями и голова которых лишь мало отличается от других почти тождественных колец. У Thysanura и насекомых-паразитов в большей степени проявляется морфологическое обособление, и они сходны по строению с истинными насекомыми.

Мы проследили постепенное преобразование форм от аннулат через многоножек, щетинкохвостых, насекомых-паразитов — к настоящим насекомым. Таким же образом можно перейти через Isopoda, Amphipoda, Stomatopoda к Decapoda, а через Scorpionida к Araneina. Не ясно, почему собственно пауки или десятиногие среди ракообразных должны считаться выше организованными, чем настоящие насекомые. Может быть, вследствие совершенной сосудистой системы? Но это лишь результат менее энергичного обмена с воздухом, усиленное влияние которого всегда ведет за собой развитие животной жизни. Однако если принять за меру развития индивидуализацию органических составных частей, то мы заметим у десятиногих раков помимо малого гистологического обособления, что мне представляется несомненным, стремление к сосредоточиванию органов чувств, движения и пластических органов в одну основную часть, благодаря чему тип сильно изменяется, хотя существенные части мало обособляются;

у пауков обособлена лишь пластическая часть от анимальной, а у насекомых с метаморфозом обособлены сенсибельная, ирритабельная и пластическая части, хотя только при полном превращении. Наиболее высокоорганизованными представляются мне те из них, у которых грудь не распадается на несколько отдельных колец, как у блох, жуков и прямокрылых, но соединена в одно целое. У них же части первоначально сходные, как ноги и ротовые части, достигают наибольшего разнообразия. Они же имеют по большей части развитые крылья и вообще обнаруживают разнообразные проявления жизни. Правда, у ракообразных имеются органы слуха и обоняния. Однако мы не должны упускать из вида, что голова у насекомых достаточно малых размеров, чтобы сделать сомнительным нахождение у них таких частей; некоторые натуралисты обнаружили их у насекомых, и чувственными восприятиями последние во всяком случае обладают.

b. Различные животные скорее суть вариации известных основных форм.

Если нам удастся отрешиться от обычного представления о животной лестнице, то можно рассматривать каждую форму как модификацию одной более общей формы, а последнюю — как модификацию одного основного типа, и понять их именно с этой точки зрения. Поэтому мы обратим больше внимания на то, чтобы для каждого вида животных определить его всесторонние родственные связи, чем на то, чтобы указать ему место в общем ряду форм. Если же хотим отыскать степень его развития, то последнюю можно найти только по степени обособления его частей внутри типа, к которому принадлежит данное животное. Я хочу все же привести и осветить несколько примеров того, как укоренившиеся у нас представления о лестнице живых существ, действительно, повлияли на наши воззрения.

Часто говорят об обратном метаморфозе целой животной формы или отдельного органа. Но можно ли понимать под этим обратным развитием действительно нечто определенное, если не допускать, что сложение одного животного обусловливает сложение другого? Однако совершенно понятно, что

в основе такого допущения лежит та же идея лестницы. В самом деле, когда подбирают явно родственные формы животных и присоединяют их снизу к формам их высшего развития, то усматривают здесь явления обратного развития. Хочу напомнить вкратце о выше приведенном примере с рыбами (схол. V, § 3, а). Говорят даже об обратном развитии отдельных органов, исходя при этом из того, что каждому органу свойственно прогрессивное развитие от монады до человека, и что это развитие должно быть реализовано в линейной последовательности животных, откуда имеются лишь отдельные исключения. Однако если органы суть модификации основных (фундаментальных) органов, а эти последние различны в соответствии с планом развития (ср. следующий королларий), то указанное мнение основано, повидимому, на ошибочной предпосылке. Поэтому я думаю, что в области сравнительной анатомии, если строить ее на познании законов образования, единственный правильный путь — помимо установления отношения к основному типу, к которому принадлежат все данные животные — это сравнение органов как таковых у различных форм, что и делает Бурдах в своей физиологии, не располагая органы в ряды в зависимости от того, выше или ниже организованы в другом отношении те животные которым принадлежат эти органы. Таким путем и можно узнать, как влияет общее образование всего тела животного или его связь с окружающим миром на сложение отдельных органов, и освободиться, таким образом, от предвзятых предположений.

с. Обратное развитие — это лишь наш способ представления.

Это обратное развитие в образовании органов есть лишь нечто кажущееся; оно основано на предвзятой мысли об однорядном развитии; это лучше всего видно из того, что оно исчезает, если мы расположим животных по иной органической системе, чем та, которая была положена в основу. Приведу один из многих примеров. Если я придерживаюсь убеждения, что членистые животные располагаются в один восходящий ряд, и распределяю их согласно строению сосудистой

системы, то я принимаю такую последовательность: настоящие насекомые, Myriapoda, Arachnida, Annelida. В таком случае глаза во всем ряду регрессируют. Если же я располагаю животных по устройству органов чувств и в особенности глаз, то, наоборот, регрессирует сосудистая система. Что касается до дыхательной и сосудистой систем, то само собою понятно, что они будут казаться регрессирующими по отношению одна к другой, так как эти системы антагонистичны. Если же я рассматриваю их как модификации одного основного типа, в котором то та, то другая системы более развиты из основной формы, то всякое обратное развитие отпадает.

d. Вариации в различных системах различны.

То, что я сказал здесь ради наглядного примера о членистых животных, касается, конечно, не их одних и не только антагонистических отношений между дыхательной и сосудистой системами. Это явление обнаруживается всюду, где вариации вообще многообразны. Рассматривая различные формы млекопитающих, мы находим у них иные родственные связи для одного ряда органов по сравнению с органами другого ряда. Обратив внимание на образование анимальной части тела, которое наиболее ясно выражается в скелете, мы найдем, что летучие мыши весьма отличаются от всех собственно-четвероногих. Мы должны были бы считать их наиболее уклонившимся отрядом; в отношении же органов пищеварения они сходны с насекомоядными. Поэтому мне кажется, что Паллас, тесно связавший в своей «Zoographia Rosso-Asiatica» летучих мышей с кротами, больше прав, чем Тидеман, который почти одновременно в своей «Zoologie» далеко отделил обе эти группы друг от друга. На этом же основании Тидеман [63] связывает тюленя с дюгоном, которые, согласно Палласу, далеко отстоят друг от друга. Первый принимает во внимание конечности, второй — зубы. Чему же другому научают нас эти примеры, как не тому, что различные системы органов изменяются по-разному? Крот и летучая мышь отыскивают ту же добычу, один — в земле, другая — в воздухе. Поэтому их органы различны — сообразно их местообитанию.

Тюлень и дюгонь оба живут в воде, имеют плавникообразные конечности, но пища, которую они отыскивают в воде, совершенно различна. Соответственно устроены их зубы и желудок.

Разве при данных условиях идея приближения к человеку не дает во всех случаях для каждой системы органов различные ряды животных? А если это так, то разве мысль об обратном развитии имеет смысл? Вообще говоря, человек является высшей формой животного только в отношении его нервной системы и того, что с нею непосредственно связано. Вертикальное положение есть лишь следствие более высокого развития мозга, так как мы находим повсюду, что чем более головной мозг превышает спинной, тем более первый возвышается над последним. Если это замечание основательно, то можно свести все телесные различия между человеком и другими животными на развитие мозга; в таком случае преимущество человека является лишь односторонним, хотя оно весьма важно. Действительно, надо считать предубеждением, что желудок рогатого скота, который превращает траву в хилус, не считается более совершенным, чем желудок человека.

ЧЕТВЕРТЫЙ КОРОЛЛЯРИЙ. РАЗДЕЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ СОГЛАСНО ИХ СПОСОБУ РАЗВИТИЯ[64]

а. Взгляд на растения и их классификацию.

В самом деле удивительно, что по отношению к животным утверждали, что их эмбрион проходит через формы других животных, ниже их стоящих, в то время как по отношению к растениям никогда не говорили ничего подобного. Ни один ботаник не пытался доказывать, что зародыш двудольных растений был вначале однодольным или наоборот. Различие между однодольными и двудольными состоит лишь в различии их образовательного типа, и таким образом и здесь подтверждается мысль, что тип с самого начала является определяющим, не считая того короткого момента, когда нельзя распознать, по внешности по крайней мере, никакого типа. Далее, в равной мере доказано и для растений, что развитие сперва

проявляется в общей форме, а из последней развивается специальная, ибо первые листочки грубы и мало оформлены, и у многих растений — одинаковы, различаясь только по типу, и лишь позже развиваются специальные формы листьев, узлов и междоузлий, которые характерны для индивидуальной растительной формы.

Мы могли бы, пожалуй, научиться у ботаников еще большему. Они разделили царство растений на более обширные области: Acotyledona Monocotyledona и Dicotyledona по способу развития зародыша. Можно и нужно, следуя этому принципу, разделить и животное царство по способу развития. Однако позволительно возразить, что развитие семядолей как первых листков сходно с позднейшей формой развития листьев и что деление растений по форме семядолей есть не что иное, как деление по типу листовидных образований и, следовательно, по типу образования целого растения. Это замечание весьма справедливо, но оно не доказывает, что деление по семядолям неосновательно. В эмбриональном состоянии тип проявляется в чистоте и весьма мало изменен индивидуальными модификациями, как это доказывает всеобщее супротивное расположение семенных листочков у двудольных, в то время, как позднее появляющиеся листья часто расположены по-иному; таким образом, характер главных групп, т. е. типов, в эмбриональном состоянии виден яснее, поэтому ботаники, благодаря большей простоте форм у растений и большей легкости изучения зародышей, пришли к тому, чтобы образовать главные группы сообразно строению последних. Зоологи должны постараться последовать их примеру, исходя при этом из убеждения, что отыскание различных планов развития не что иное, как отыскание типов организации, так как именно особенность организации и вызывает особые способы развития.

b. Первоначальное различие между развитием живот-

Сравнивая в общих чертах историю развития растений и историю развития животных, мы найдем много общего, но увидим и важные различия, которые основываются на суще-

ственной разнице между животными и растениями. Эти различия могут, пожалуй, дать нам указание по отношению к недостаточно изученным до сих пор формам животных. Мы находим у растений, так же как и у животных, парный и непарный типы, соответствующие однодольным и двудольным. Но у растений парные части никогда не срастаются вновь, как это бывает у животных, а все развитие листьев, околоцветников, пестиков и даже завязи состоит в идущем вперед развертывании во вне. У животных парные пластинки загибаются и тесно срастаются, замыкая полости. Таким образом, вегетативное развитие есть постепенное развертывание; животное развитие, по крайней мере у высших форм, есть преобразование, даже если оно исходит из одной оси. В соответствии с этим у первых потребляемый при размножении питательный материал, который до начала размножения еще не отделен от массы будущего зародыша, никогда не бывает внутренним, и это снова указывает нам на первоначальное развитие. Именно в момент, когда масса будущего зародыша обособляется от питательного материала, как зародыш от желтка, это обособление идет различным образом, откуда мы получаем новое доказательство, если вообще требуется такое доказательство, что первое обособление зародыша неотделимо от процесса его дальнейшего роста, но является только началом последнего; вместе с тем мы получаем подтверждение взгляда, что если зародыш у некоторых животных в течение некоторого времени также лишь прикрывает желток, не охватывая его целиком, надо все же смотреть на эту зародышевую оболочку как на охватывающий покров (поскольку она стремится к этому) и как на само животное (схол. II, § 2). ных и растений.

с. Различные формы развития у животных.

Если бы нам были известны способы развития различных животных форм, то нормальным ходом исследования было бы уяснение различных планов, по которым образуются животные, и, следовательно, — типов их организации. К сожалению, наука еще очень далека от этого, почему мы и постара-

лись предварительно установить типы на основании строения взрослых форм животных и хотим лишь осветить вопрос о различии в способах развития таковых.

d. Двойное симметричное развитие позвоночных.

План, по которому развиваются позвоночные, очень подробно изучен нами. Мы должны, однако, для последующего содержания повторить наши выводы еще раз. В целом они выглядят таким образом. Развитие позвоночных идет вдоль единой оси, кверху от нее, в виде двух листков, которые срастаются по средней плоскости, и книзу от нее, также в виде двух листков, которые таким же образом срастаются посредине. В результате образуются две главные трубки — одна над другой. Во время образования этих трубок зародыш обособляется на слои и, таким образом, обе главные трубки состоят из вложенных в них трубок, которые замыкаются, образуя основные органы тела, и которые обладают способностью преобразовываться во все те части, которыми поддерживается экономия всей жизни организма, за исключением явлений движения. Такую форму развития можно назвать «двойной симметрией» или «evolutio bigemina» (схол. IV), особенно принимая во внимание, что асимметрия пластических органов происходит лишь путем изменения. Лишь позднее вырастают органы, которые дают животному способность двигаться в той или иной стихии, в которой оно живет, — т. е. конечности. Эти органы состоят по крайней мере из двух главных отделов: основного и концевого; первый отдел образует пояс, который охватывает обе трубки. Строение концевых членов конечностей определяется той средой, в которой они должны действовать. Если туловище движется в той же среде, то нет надобности в образовании средних членов конечностей. Если туловище поддерживается над субстратом, то между двумя указанными членами, т. е. между основным и концевым, образуются еще два средних члена конечностей (королларий к схолию IV).

e. Симметричное развитие у животных

Что касается до плана, по которому развиваются членистые животные, то нельзя сомневаться, что их тело замыкается

по направлению к спине. Уже сочинение Каволини[64] «Untersuchungen und Abbildungen über Entwickelung der Taschenkrebse» дает основание предполагать это явление. Еще яснее это видно из сочинения Герольда[65] «Untersuchungen über die Entwickelung der Spinnen». То же самое определенно наблюдалось мною и Ратке у речного рака, но с необыкновенной отчетливостью можно проследить весь ход этого развития у водяного ослика (Oniscus aquaticus L.), где на золотисто-желтом желтке отлично видно белое тело зародыша, сильнее вытянутого в длину, чем у рака. Здесь развитие идет от первоначальной бороздки, которая лежит посредине брюшной поверхности образующегося животного. Эта первичная бороздка у речного рака несколько изменена, так как на переднем конце она замыкается в кружок, напоминая ракетку, которой бросают волан. Но это кругообразное расширение не относится к основному типу позвоночных, а является, повидимому, особенностью рака, которая основана на том, что в переднем или грудном отделе рака его конечности тесно собраны вместе, следовательно, тип здесь подвергся изменению. Но на яйцах мух я видел равномерную, отчетливо образованную борозду, которую я считаю за неизмененную первичную бороздку. Первичной бороздке предшествует зародыш, который ясно заметен на яйцах раков и который изображен Герольдом на яйцах пауков. Этот зародыш, как и на курином яйце, повидимому, охватывает желток в виде очень тонкого покрова до того, как обе боковые части тела смыкаются наверху.

удлиненного типа.

Из первичной бороздки выдается тело будущего эмбриона в форме двух листков (мы пока не будем обращать никакого внимания на образование конечностей), которые срастаются по средней линии. Эти листки так же, как и у позвоночных, расщепляются на несколько слоев, которые образуют вложенные друг в друга трубки. Ясно видно, что внутренний слой образует кишечник, следовательно слизисто-кожную трубку; внешний слой образует кожу, которая позднее опять расщепляется на два подчиненные слоя: наружный — для образо-

вания рогового покрова, и внутренний — тесно прилегающий к собственно коже. Между кожной и слизисто-кожными трубками лежит средняя трубка, из которой образуются мускулы и нервы. Повидимому, нервы у этих животных образуются только путем гистологического обособления, но не из специального листка. Имеются ли там еще какие-нибудь листки, а именно — можно ли различить специальный сосудистый листок — на это укажут основательные исследования Ратке, которые продолжаются в настоящее время.

Указанного выше уже достаточно для нас, чтобы признать, что у членистых животных развитие идет симметрично и начинается от брюшной стороны — evolutio gemina. Таким образом, план развития этих групп животных представляет собою только половину плана развития позвоночных. Если его сравнить с начертанием цифры 8, то он представляет лишь половину этой цифры, а именно — ее нижнюю половину, примыкающую к желтку, но только в обратном положении. Внутренние части также занимают то же положение по отношению к центральной линии, от которой идет развитие, т. е. средней линии на брюшной стороне, вдоль которой, однако, никакой обособленной оси не образуется; вдоль этой центральной линии (табл. III, рис. 8, *a*) лежат стволы и центральные части анимальных нервов и части сосудистой системы (хотя эти сосуды не всегда лежат по средней линии, как аорта и полая вена у высших животных, но все же во многих случаях, например у ракообразных, как указал Одуэн [66], у дождевого червя, и вообще во всех случаях, когда брюшные сосуды непарны; парные же сосуды, разумеется, лежат по сторонам). По линии замыкания спины (рис. 8, *a'*) лежит сердце с другими сосудами, и сюда же подходят внутренние половые органы, когда они сближаются друг с другом. Посредине лежит кишечный канал, и кверху от него отходит печень. Короче говоря, верхняя срединная линия относится к внутреннему строению туловища совершенно так же, как замыкающая линия, и все тело животных этого

типа в отношении их способа развития можно сравнить с брюшной трубкой позвоночных, если представить ее себе в обратном положении.

Поэтому можно поставить вопрос, который уже действительно поднимался: насколько правильно называть обращенную к земле поверхность тела животного его брюшной стороной, а противоположную — спинной, чтобы полнее представить сходство? Но против такого наименования говорит внешность животного, не только положение, которое оно занимает по отношению к земле, но также и строение его конечностей, его органов чувств и вообще его верхняя поверхность, а также рот, анальное отверстие и половые отверстия. А именно, если мы скажем, что насекомые и близкие к ним формы предназначены двигаться, будучи обращены спиной к земле, и сообразно с этим имеют свои конечности на спинной стороне, то все же мы обнаружим, что известные общие черты, которые отличают верхнюю сторону позвоночных от их нижней стороны, свойственны также той стороне тела насекомых, которая у них обычно обращена кверху. f. Где же здесь спина

Поверхность тела позвоночных, обращенная от земли, так же, как и разгибательная сторона тела членистых животных, бывает обычно длиннее, чем противоположная сторона, темнее окрашена, более густо покрыта волосами, снабжена более толстой оболочкой. Последнее обстоятельство можно, разумеется, приписать непосредственному действию света. Однако ротовое отверстие у членистых животных также обращено вниз, и, как кажется, образуется, как и ротовое отверстие позвоночных, через прорыв слизисто-кожной трубки;*

* Поскольку ротовое отверстие образуется на нижней стороне путем прорыва, то кажется еще целесообразнее, что эти конечности, между которыми появляется рот, превращаются в ротовые части; если голова имеет мало самостоятельности, то эти конечности остаются сходными с другими конечностями, но, обслуживая рот, они принимают особую форму, превращаясь в головные или жевательные конечности, если таковые имеются на голове.

половое отверстие, если только оно не находится на заднем конце тела, также лежит на нижней поверхности; органы чувств, по крайней мере глаза и антенны, принадлежат верхней поверхности тела, т. е. той, которую мы назвали брюшной, если исходить из внутреннего строения и сравнения с позвоночными. Я полагаю, что такое положение органов чувств можно доказать тем фактом, что у аннелид глаза ясно расположены на верхней стороне. То же самое мы видим у арахнид. Такое же отношение имеется у ложных насекомых, т. е. таких, которые развиваются без метаморфоза. На этом основании можно принять то же самое для насекомых с большими глазами, у которых это менее заметно в развитом состоянии, чем в личиночной форме. Я не думаю, что так обстоит дело у ракообразных со стебельчатыми глазами, но у тех, у которых глаза не стебельчатой формы, это совершенно ясно. Антенны, если даже они иногда несколько прижаты книзу, принадлежат все же верхней части головного кольца, так как они вообще по отношению к месту, занимаемому ими на голове, представляют собою то же самое, что крылья по отношению к грудной части. У куколок они занимают совершенно то же самое положение. Если этот взгляд обоснован, то и орган обоняния, который с достоверностью нам известен только у ракообразных, также принадлежит к верхней половине дуги. Несколько сложнее обстоит дело с органом слуха — в смысле его отношения к основному типу. Мы с достоверностью знаем этот орган только у раков, и он помещается во всех случаях на нижней поверхности головного конца. Однако он принадлежит вставочной части наружного скелета, которая лежит сбоку, близ среднего валика, хорошо различимого на внутренней поверхности. Таким образом, орган слуха во всяком случае принадлежит не непосредственно нижней поверхности, и при отсутствии других данных для сравнения мы должны удовольствоваться тем, что принадлежность его к нижней части головного кольца не доказана.

Если мы обратимся теперь к конечностям, то найдем, что все те части, при помощи которых членистые животные находятся в непосредственном общении с внешним миром, занимают у них то же положение по отношению к внутренним частям тела, что и у позвоночных, но в обратном виде. Так как противоположные земле стороны тела позвоночных животных и членистых животных имеют много сходства, то мы хотим видеть здесь характер спины и будем лучше говорить, что развитие у членистых животных идет от брюшной части к спине, чем переворачивать их на спину.[68]

g. Конечности у этого типа.

При сравнении конечностей членистых животных с конечностями позвоночных заметно некоторое сходство, но также и незначительные различия. Вполне можно сравнивать так называемый tarsus насекомых (рис. 8, *e*) с концевым членом конечностей позвоночных (рис. 7, *h*). Как в том, так и в другом случае можно видеть в этой части конечностей несколько подчиненных члеников, и первый из них бывает, обыкновенно, больше, чем остальные. Точно так же нельзя отрицать сходства между так называемой голенью насекомых (рис. 8, *d*) и средним членом конечностей позвоночных (рис. 7, g). Между обоими имеется такое же сочленение (запястное и голеностопное сочленения у позвоночных). Точно таким же образом бедро насекомых (рис. 8, *c*), отвечает верхнему из двух средних членов позвоночных (рис. 7, *f*), и сочленение между обоими есть, повидимому, то самое срединное сочленение (коленное или локтевое), разгибательная сторона которого направлена вверх и наружу. Но уже следующее сочленение устроено более различно. Между так называемым тазиком насекомых (рис. 8, *b*) и их бедром в большинстве случаев имеется одноосный сустав, а у позвоночных между туловищным членом и верхним членом среднего отдела имеется многоосный сустав. Наконец, самый верхний или туловищный отдел имеет совершенно особый характер. В то время как у позвоночных он образует кольцо, которое охватывает туловище сверху и снизу

(рис. 7, *d*, *e*), у насекомых тазик всегда связан только с нижней половиной туловищного кольца, и если он заметно выступает из этого кольца, то всегда направлен вниз. Следовательно, это лишь половина туловищного кольца позвоночных, и ее невозможно сравнивать вполне ни с верхней половиной (лопаткой), ни с нижней половиной (ключицей), так как оба эти отрезка получают свое значение лишь благодаря своему положению по отношению к обеим главным трубкам туловища. Таким образом, в развитой конечности насекомых мы различаем четыре главные части, точно так же, как у позвоночных. Концевой отдел (или член) конечности точно так же определяется преимущественно свойствами той стихии, в которой он должен действовать; оба средних члена родственны средним членам конечностей позвоночных, и, наконец, туловищные члены совершенно различны. Несмотря на это сходство, остается различие, которое относится к обоим разделам животного царства, а именно, в том, что у позвоночных основной опорой служит внутренний костный скелет, а у членистых животных опору образуют отвердевшие кольца наружного покрова.

Характерные особенности отдельных членов конечностей заметны, разумеется, лишь у насекомых, имеющих полное превращение и в их взрослом состоянии. У пауков, скорпионов, ракообразных всех форм, многоножек средние члены конечностей постепенно теряют самостоятельный характер и более сходны с подчиненными членами концевого отдела конечности. Острый взгляд Савиньи [69] свел эти видоизмененные формы к их совершенной форме, причем этот ученый указал, что так называемые бедро и голень насекомых, следовательно оба средних члена конечностей, сами вновь разделяются на два подчиненных члена. Все это очень хорошо, но надо, пожалуй, сделать и еще один шаг вперед. Лишь у скорпионов и пауков средние члены конечностей еще сохраняют свой характер благодаря находящемуся между ними сочленению. У ракообразных, преимущественно у тех, которые не

принадлежат к десятиногим ракам, и у многоножек этот характер уже исчезает, а вместе с тем и характерные особенности бедра и голени. Действительно, у этих животных можно с таким же и еще бо́льшим основанием сравнивать целую конечность с концевым отделом ноги насекомых, и это подкрепляется еще тем обстоятельством, что, согласно взгляду Савиньи, у концевого члена был бы всего один единственный коготок. Мнение Савиньи может лишь научить нас, что часть конечности ракообразных и многоножек можно свести на средние члены конечности, если мы будем сравнивать конечности этих животных с конечностями совершенных насекомых, так как первые утеряли свои особенности и в силу этого стали скорее частями концевого отдела, совершенно так же, как плечо и предплечье китообразных вошли в состав концевого отдела их конечностей. Ракообразные обитают в воде, многоножки ползают по коре и по корням. Таким образом мы и в данном случае замечаем, что в тех случаях, когда животные не носят свое тело над землей, средние члены их конечностей склонны утерять свойственный им характер.

Крылья всегда причленяются к верхней половине туловищного кольца. У Amphipoda и Isopoda часто можно видеть по краю туловищного кольца как бы продолжение верхней его дуги в виде примыкающего к ней листка, который в его простейшей форме можно сравнить с крылышком. У других ракообразных и некоторых многоножек мы видим вместо этого непосредственные продолжения верхней половины туловищного кольца; они могут быть единичными, или их может быть несколько, расположенных крышеобразно, одно над другим. Такие листовидные придатки мы можем назвать не обособленными конечностями верхней половины туловищного кольца, тем более, что они, как мне представляется, отсутствуют у крылатых насекомых, и надкрылья жуков ясно указывают на их назначение, в особенности если они срастаются между собой, как это имеет место у Blaps. Они обособляются

только от колец задней части тела, так как у насекомых с полным превращением конечности вообще концентрированы в грудной области. Если мы припомним, что, согласно указанию Савиньи, аннелиды всегда имеют также два ряда неразвитых конечностей, то мы можем вообще приписать членистым животным двойной ряд конечностей: один ряд для движения в воде и на суше, и второй ряд, на верхней половине колец туловища, предназначен у аннелид для движения в воде, а в развитом состоянии предназначен для движения в воздухе. Только у арахнид, повидимому, совершенно отстуствует верхний ряд.

Таким образом, в типе позвоночных мы находим простой ряд конечностей, которые обнимают туловище своими двураздельными коренными членами с верхней и с нижней сторон, а в удлиненном типе мы видим закладку двух рядов конечностей, коренные члены которых устроены просто, причем верхний ряд принадлежит к верхней половине, а нижний ряд — к нижней половине туловищных колец. Верхний ряд появляется не только тогда, когда он прирастает к туловищным кольцам, но уже при нахождении особи в состоянии куколки — в наклонном положении по отношению к нижнему ряду конечностей (показанном на рис. 8, *f'*), но без срастания с ними.

В развитом состоянии оба ряда отходят друг от друга, и в то время, как коренные члены позвоночных образуют кольцо, которое опоясывает оба туловищные кольца или главные трубки тела (ср. рис. 7), мы видим, что у членистоногих из простого туловищного кольца отходят в двух противоположных углах их конечности как у незамкнутой цифры 8 (рис. 8).

На крылья (насекомых) я смотрю как на настоящие конечности.[69] Видеть ли в крыле, согласно мнению Jurine,[70] слившиеся средние члены конечности, или нет, довольно безразлично; во всяком случае, крыло можно назвать главным членом на том же самом основании, на каком мы назвали так

плавника у позвоночных животных. Устанавливая схему развития животных удлиненного типа, мы были вынуждены говорить о различных классах членистых животных, строение и история развития которых более известны, но эта схема, без сомнения, подходит и для тех животных, которые, будучи построены по удлиненному типу не так высоко организованы, чтобы их можно было причислить к членистым животным Кювье. Нельзя сомневаться, что в ходе их развития обнаруживается простое симметричное строение, и я хочу лишь напомнить о постепенном переходе от нереид к наядам, а от последних — к Gordius и Vibrio.

h. Лучеобразное развитие животных периферического типа

История развития животных периферического типа еще совершенно темна, и поэтому мы должны удовлетвориться, вместо последовательного ряда наблюдений, нижеследующими замечаниями, поскольку у нас отсутствует возможность полностью проследить развитие высших лучистых животных. Можно считать за достоверное, что развитие этих животных непохоже ни на один из двух до сих пор наблюдавшихся способов развития. Я видел маленьких морских звезд в спирту, у которых диск едва достигал одной линии в поперечнике. Они имели уже совершенно выраженную лучистую форму взрослых животных. Эмбрионы медуз довольно значительно отличаются от взрослых форм. Они имеют колоколообразный вид. У них имеется внутреннее углубление, которое открыто с одного конца. Я дают здесь на рис. 9 новое изображение, сделанное, разумеется, на основании беглой зарисовки, так как прежнее изображение в «Deutschen Archiv für Physiologie» (Bd. III, Taf. IV) по вине гравера является совершенно невразумительным и не отвечает тексту, причем конец эмбриона не усечен. Каким путем этот колоколовидный эмбрион превращается в выпуклый кружок, я еще ясно не наблюдал, но, повидимому, здесь возможны только два способа превращения: или расширяется нижний край колокола и внутренние углубления делаются нижней поверхностью диска, или же теперешняя внутренняя поверхность и есть уже будущая внутрен-

няя полость диска. В таком случае наружная стенка должна сильно разрастись по периферии. В обоих случаях развитие шло бы лучеобразно, расширяясь равномерно во все стороны. У периферического типа развитие идет от центра к периферии; это ясно также из способа развития этих животных, тело которых построено по удлиненному типу, модифицированному в периферический. Я уже заметил выше, что передний конец первичной бороздки рака построен кругообразно, причем от этого кольца развитие идет во все стороны, но здесь оно, конечно, видоизменено, благодаря удлинённому типу таким образом, что части, которые находятся впереди и рядом с будущим ротовым отверстием, отстают в развитии. Однако они позволяют определить, какую форму развитие имело бы без этого влияния. Оно представляется мне еще яснее из исследований Герольда над развитием паукообразных, причем Герольд устанавливает, что у паука передняя половина тела построена лучеобразно, но только с другим расположением ротового отверстия.

1. Развитие животных массивного типа.

Хотя для изучения истории развития животных массивного типа, или моллюсков, и были возможности, но эти исследования настолько трудны, что, несмотря на серьезные и весьма почтенные труды Штибеля, Каруса[71] и Пфейффера,[72] мы почти ничего не знали о способах образования отдельных частей моллюсков. Штибель несколько увлекается, а Карус так осторожен, что очень мало сообщает нам о внутреннем развитии.

Возымев желание узнать, отличается ли план развития этих животных форм от развития других типов, я должен был отважиться приступить к собственным исследованиям, так как для ответа на этот вопрос у меня были лишь некоторые предположения. Сперва я обратился к изучению двустворчатых моллюсков, но нашел, что помимо трудности получить последовательный ряд эмбрионов какого-либо вида, само исследование гораздо труднее, чем я ожидал. Когда у молодых раковинок створки уже ясно видны и имеют заме-

чательную форму равнобедренного треугольника (это побудило Якобсона опять воскресить совершенно оставленный взгляд Ратке, что эти существа — не молодь моллюска, но паразиты) и когда оба мускула уже явно различимы, и с силою притягивают створки одна к другой, все остальные части настолько прозрачны и мало дифференцированы, что я плохо мог различить их друг от друга. Поэтому я оставил исследование развития двустворчатых моллюсков, и из небольшого запаса моих достижений хочу отметить только следующее: 1) что находящиеся в наружных жабрах двустворчатые маленькие животные, несомненно, являются потомством моллюска, а не паразитами, так как жабры наполняются ими, когда яичник пустеет, и видно, что под яйцевой оболочкой образуется зародыш, движется и выползает; 2) что развитие, повидимому, идет со стороны замка в противоположном направлении, и при этом спереди назад, почему задний конец достигает своей превосходящей длины лишь позднее; 3) что вследствие упомянутой выше прозрачности частей можно с некоторой уверенностью заключить, что печень не так рано образуется, как это склонны ожидать у моллюсков.*

Обратившись к развитию улиток, я нашел, что и здесь изучение весьма затруднительно, и мои отрывочные исследования не более чем удовлетворительны. Так как эмбрион улиток слишком толст и непрозрачен, чтобы можно было распознать его внутреннее строение без вскрытия, то надо было вскрывать эмбрионы под микроскопом. При миниатюрности объекта и нежности его частей во время вскрытия были неизбежны весьма значительные повреждения и разрывы. По этой причине надо было повторить исследования много раз, пока не получилось отчетливой картины, но я думаю, что все же мне удалось наблюдать достаточно, чтобы составить

* Карус на основании изучения молодых асцидий пришел даже к предположению о необыкновенно позднем развитии у них печени (Meckel's deutsches Archiv, Bd. II).

себе представление о плане развития этих форм. Приведу лишь то, что относится к этому вопросу. Если я в отдельных случаях не все воспринял так, как мои предшественники, то причина этого заключается, вероятно, в том, что я изучал вопрос не так длительно, как они. Между тем вполне естественно, что я основываюсь на моих собственных наблюдениях. Пусть другие решат, прав я или заблуждаюсь. Я считаю заранее известным, что яйца водяных улиток связаны друг с другом при помощи окружающего их белка, что каждое яйцо имеет свой желток (в редких случаях даже несколько) и что этот желток заключен в жидкий белок, который окружен оболочкой.

Недавно отложенный желток состоит из более крупных светлых пузырьков и маленьких точкообразных зернышек, причем кажется, как будто бы каждый такой пузырек окружен атмосферой из зернышек. Но эта пузыристая масса образует только внутреннее содержимое желточного шарика, наружная оболочка его плотнее и представляется мелкозернистой. Карус описывает на недавно отложенном желтке два противостоящих светлых места, через которые должна пройти ось будущего вращания.* Так как позднее по оси вращания появляются два выступа, то Карус предполагает, не утверждая этого определенно, что эти цапфы вырастают из указанных светлых мест. Лично я не мог убедиться в справедливости этих указаний. Мне не удалось отметить на свеже-снесенном желтке этих двух светлых мест. Мне кажется, что там имеется лишь одно такое светлое место, но и оно часто бывает очень неясным. Если яйцо вращать под микроскопом, то в том случае, если светлое место оказывается внизу, кажется, что середина яйца опять делается несколько светлее; это, повидимому, зависит от того, что находящееся внизу светлое место больше пропускает света, чем его проходит через желток в то

---

* Von den äussern Lebensbedinungen der weiss- und kaltblütigen Thiere. Leipzig, 1824, 4°, erste Beilage.

время, когда светлое место лежит сбоку. Мои сомнения насчет существования этих светлых пятен основаны главным образом на том, что несколько позднее, когда яйцо еще не вращается и в нем с полной ясностью можно различить лишь одно светлое место, последнее несколько выдается от поверхности яйца, преимущественно одним своим краем. Вскоре после этого яйцо начинает поворачиваться, и светлое место оказывается не на оси, но на окружности вращения. Дальнейшее наблюдение не оставляет никакого сомнения, что это светлое место представляет собою задний конец будущего животного, а сильно выступающий край впоследствии делается головным концом.

Уже неравномерная окраска поверхности наружного слоя желтка заставляет предполагать присутствие зародышевого диска или зародыша. Если подтвердится, как описывает и изображает на табл. I, рис. 4-А Карус, что на желтке имеются два противолежащих светлых места, то из этого следует заключить, что в этих местах зародыш лишь позднее обрастает менее окрашенный желток; я должен был бы в таком случае думать, что мне не удалось получить для исследования только что отложенную икру, так как пойманные улитки вообще не откладывали у меня икру в комнатных условиях. В таком случае эти светлые места наверное не были бы первым началом развивающегося эмбриона — этому учит дальнейшее развитие.

Но если эти указания Каруса признать правильными, то все же, как сказано, через пару дней там остается только одно светлое место, которое выдается в косом направлении над желтком; поэтому его прозрачность, удобная для наблюдения, значительно увеличивается, и это выступающее светлое место и является первым зародышем анимальной части тела животного. Остальная окружность зародыша, повидимому, довольно тесно окружает желток. Но когда вращение эмбриона обозначается уже ясно, появляется темная круговидная линия, постепенно отделяющая желточный шар от наружной обо-

лочки, которая его повсюду окружает.* Теперь желток теряет окраску и становится значительно больше. Пузырьки в нем увеличиваются, они очень ясно различимы под микроскопом и, повидимому, также прибывают в числе; таким образом, надо думать, что вследствие восприятия белка все большее число темных зернышек желтка превращается в пузырьки. То, что охватывает желточный шар наподобие мешка, — это тело животного. Все это образование имеет неправильную округлую форму, однако в окружающем желток мешке далеко выступает появившееся раньше светлое место. Несколько позднее эмбрион принимает ладьеобразную форму; лежащий внутри его желток, который очень ясно различается и делается теперь более прозрачным, так что в нем виден каждый отдельный пузырек, принимает участие в этом преобразовании и кажется почковидным. Окружающее желток тело эмбриона выдается над желтком во все стороны широким краем (если смотреть в микроскоп) также и на заднем конце, противолежащем светлому — головному. Еще несколько позднее весь желток, повидимому, занимает самый задний конец эмбриона. Это объясняется отчасти более сильным искривлением зародыша, отчасти тем, что желток, действительно, оттеснен на задний конец. Я не могу определить по времени стадию развития, которую я в данном случае имею в виду. По представлению Каруса она падает на седьмой день.

Около этого времени и еще несколько раньше на оси вращения становятся заметными две боковых цапфы. Я определеннейшим образом убежден, что эти цапфы, выступающие сбоку, — края воротника, как предположил еще Карус. Далее Карус замечает, возражая Штибелю, что задняя часть зародыша всегда является крупноклеточной. Это так резко заметно, что Штибель высказал противоположное мнение благодаря описке. Собрание этих крупных клеток я принимаю

* Круговидной эта линия кажется в микроскоп, на самом деле это сферическая граница.

за род желточного мешка, а именно — за часть желтка, еще не воспринятую кишечником; во-первых, очевидно, что клетки лежат здесь не на поверхности, что видно по тонкому слою, который охватывает крупноклеточную массу и сам состоит из такой же мелкозернистой массы, как и масса головы; далее, крупноклеточная масса занимает внутри тела довольно определенные границы; и, наконец, клетки, или скорее пузырьки, совершенно похожи на пузырьки, которые с самого начала видны в желтке, но всегда крупнее их и также окружены такой же зернистой массой. Наконец, если не признать за желток этот мешочек, лежащий на заднем конце тела, то вышло бы, что вся масса желтка, после того как она так долго собиралась, совершенно неожиданно куда-то исчезла. Карус полагает, что уже на седьмой день в заднем конце тела зародыша обозначается печень. Я не мог в этом убедиться, и в большинстве случаев впервые ясно наблюдал печень уже на вылупившихся улитках. Может быть, она образуется в последний период жизни в яйце, там, где вокруг образовавшегося кишечника видна мягкая масса, в которой я путем препаровки не мог, однако, различить никакого определенного строения, в то время как после вылупления я находил, как полагаю, желточные протоки.

Когда раковина впервые становится заметной в виде совершенно прозрачной оболочки из выделенного белкового вещества — образование, которое по Карусу появляется на 10 или 11 день, — задняя часть изогнутого тела эмбриона наполнена той же крупноклеточной массой, что и раньше. Но одевающая ее оболочка становится заметно тоньше, в то время как эта масса теперь довольно плотно прилегает к раковине. В этой массе я различал две тени, пересекающиеся под острым углом, что, по моему мнению, можно объяснить тем, что желточный мешок удлиняется и что задний слепой конец сам загибается вокруг себя. Теперь эмбрион еще довольно симметричен, но задний загнутый конец желточной массы очень немного выдается на правую сторону. При помощи острых игл уже

можно было сделать препаровку под микроскопом и распознать узкую переднюю часть кишечного канала, который идет от головного конца к заднему концу тела; здесь он дает резкое расширение, которое весьма легко обрывается и переходит, повидимому, в крупноклеточную массу. Я не очень отчетливо припоминаю, что уже в это время, или, вероятно, несколько позднее, отпрепарировал переднюю часть кишечника с ясно видным желудком и позади желудка отделил кишку от расширенного места.

Едва ли стоит рассказывать, что задний конец все более и более сдвигается направо и закручивается, в то время как оболочка утолщается и становится непрозрачной. Во вторую половину зародышевой жизни уже можно выделить весь кишечный канал, который вплоть до желудка одинаково узок. В задней части тела он более прилегает тесно к наружному покрову, но между ними обоими находится очень мягкая масса, в которой я не мог различить никакой структуры.

Легко видеть, какой вывод я склонен сделать из этих наблюдений. Мне кажется, что желток охвачен зародышем и что этот зародыш является, как везде, будущим животным, которое включает желток как запас питательного материала, и именно по этой причине весь желточный шар есть не что иное как эмбрион с большой пищевой полостью. В мешкообразном зародыше уже вскоре при его появлении или очень скоро после этого имеется светлое место, через которое сквозит желток и которое поэтому позволяет заметить, что внутренность желточного шара менее темна, чем бо́льшая часть поверхности, и именно поэтому становится заметным различие между зародышем и остальной желточной массой. Это светлое место родственно плодовому полю зародышевого диска птиц в том смысле, что это последнее представляет такую же противоположность зернистому, сосудистому и желточному полю, как указанное светлое и гладкое место — более темным и зернистым частям зародыша улиток. Но есть различие в том отношении, что в плодовом поле птичьего яйца эмбрион образуется и со-

судистое поле очень поздно соединяется с эмбрионом. У улитки же темная часть зародыша с самого начала равнозначна части тела, притом не окутываемой, а окутывающей. Весь мешкообразный зародыш обособляется затем на два главных пласта — наружный анимальный слой и внутренний пластический слой. Последний остается непосредственной покрышкой желтка и становится оболочкой кишечного канала, когда последний обособляется от наружного слоя. Повидимому, он лишь в двух местах остается связанным с наружным слоем — в области рта и анального отверстия. Главная масса желтка, которую я назвал желточным мешком только лишь для того, чтобы указать на ее мешкообразный вид, стягивается вниз и направо от светлого пятна, вследствие чего последнее делается все более заметным и начинает выдаваться. Далее, к обоим пунктам прикрепления равномерно отходят от желточного мешка две кишки — ко рту и к заднему проходу. Средняя часть слизисто-кишечной трубки остается еще мешкообразной, но скоро суживается, причем загибается спирально и прилегает к пограничной области наружной оболочки. Средина пластической части более вытягивается назад, тогда как анимальная часть, наоборот, вытягивается вперед; это я заключаю из утончения наружной оболочки по отношению к кишечной спирали. В самом деле, мне кажется вполне справедливым образное сравнение, которое употребил Кювье, когда он сделал для нас наглядным строение завитой улитки, сказав, что ее пластические органы расположены так, как будто бы они образовали грыжу. Затем, когда начинает образовываться раковина, получается такой вид, как будто бы в это время первые обороты улитки совершенно заполнены спиралью кишечника. Но позднее, когда кишка в этой области суживается, то она уже не может более выполнять всю раковину целиком и принимает другой вид; может быть, это служит причиною отложения почти бесформенной массы, которая в поздний период эмбриональной жизни замечается в верхушке раковины.

Само собой понятно, что способ образования голых улиток должен несколько отличаться. Главное различие состоит здесь предположительно в том, что кишечная спираль менее примыкает к наружной оболочке. Вследствие этого также и наружная или анимальная часть остается более симметричной, так как ясно, что именно пластические органы делают наружную форму спиральной. Такого влияния пластических органов на наружную форму мы нигде более не находим. В других типах определяющей является анимальная часть, у моллюсков — пластическая.

То немногое, что я наблюдал на улитках, я должен предварительно отнести и ко всему ряду животных массивного типа, так как о внутреннем преобразовании двустворчатых моллюсков я еще ничего связного сообщить не могу.

k. Сравнение различных форм развития.

Итак, повидимому, каждый главный тип животной организации следует особому плану развития, что, конечно, не может быть иначе, так как род и способ, каким сложены отдельные части, могут быть лишь результатом способа образования. В сущности, я мог бы заменить выражения тип и план одним общим словом. Я различаю их друг от друга только для того, чтобы сделать совершенно ясным, что каждая органическая форма в отношении к ее типу является тем, что она е с т ь, благодаря тому способу развития, который в данном случае и м е е т м е с т о. План развития есть не что иное, как становящийся тип, и тип есть результат плана развития. Именно поэтому тип можно познать в полноте только из его способа развития. Этот последний и выявляет различия в зародышах, первоначально сходных в своих существенных чертах. Чтобы породить это многообразие, здесь должны действовать на зародыши различные условия или образовательные силы, по поводу чего мы хотим позднее поставить пару вопросов.

l. Сходное во всех формах развития.

Присоединяем сюда еще одно замечание, а именно, что первоначальное сходство всех животных зародышей не исчезает совершенно и у взрослых форм, и что наиболее глубокое

из доступных нам различий в животных формах мы нашли в способе их развития.

Что касается до первоначального сходства, то я напоминаю, что согласно короллярию ко второму схолию каждое животное вначале есть часть тела своей матери, часть, которая становится самостоятельной или путем непосредственного развития самой матери, или путем воздействия мужского начала; первый акт самостоятельности состоит в переходе в пузыревидную форму, причем либо все становится телом новой формы, либо образующееся тело (зародыш) отделяется от чисто питательного, охваченного им, вещества. Этим животные и растения различаются, так как растение не замыкает питательного вещества. Таким образом, форма пузыря есть наиболее общий признак животного, а противоположность между внешней и внутренней поверхностями есть наиболее общее и, таким образом, наиболее важное противоположение у животных (ср. выше схол. V, § 4, d).

Остается вопрос о сходстве между всеми формами развития. А именно, у всех животных, имеющих в раннем периоде зародыш и желток, первый, охватывая желток, разделяется на несколько слоев; обращенный к желтку слой есть слой пластический, воспринимающий, а слой, обращенный от него, — анимальный; внешняя граница последнего становится лишь пограничным органом и более или менее одевается неживым слоем. Повидимому, также от идеи животного зависит, что сосудистая система, обособившись от пищеварительной полости кнаружи от нее, приближается к анимальной части, что в анимальной части обособляются мускулы, нервы и т. д., и чем дальше идет это гистологическое обособление, тем более развитым называем мы животное.

m. Главные различия в формах развития.

Совершенно отличаются от этого отношения в расположении частей. Эти отношения определяются внешней формой развития.

Мы различаем четыре главные формы, или так называемые планы развития.

Лучеобразное развитие (evolutio radiata), при котором равнозначные части повторяются от центра к периферии.

Завитая форма развития (evolutio contorta), при которой равнозначные части заворачиваются вокруг конуса или другой пространственной формы.

Симметричное развитие (evolutio gemina), при котором однозначные части распределяются от одной оси по обеим ее бокам до противолежащей к данной оси замыкающей линии тела.

Двусимметричное развитие (evolutio bigemina), при котором однозначные части распределяются от одной оси по обеим бокам сверху и снизу и соединяются в две замыкающие линии, так что нижний слой зародыша смыкается внизу, а верхний слой зародыша смыкается наверху.

Мы знаем, что у высших позвоночных зародыш скоро обособляется на две части — внутреннюю, которую называют собственно эмбрионом, и наружную, которую называют зародышевой оболочкой. Я уже заметил, что эмбрион есть не что иное как часть зародыша, которая у каждого животного преобразуется по специфическому плану развития, в то время как периферическая часть отстает в развитии. У млекопитающих, птиц и рептилий средняя часть сравнительно мала по сравнению с наружной и постепенно обрастает желток, образуя замыкающую линию на брюшной стороне. У лягушки наружная часть зародыша весьма толста, однако я полагаю, что обособление на эмбриона и зародышевую оболочку здесь нельзя отрицать, потому что средняя часть в тот момент, когда замыкается спина, еще много толще, и границы между брюшными пластинками и наружной частью, которую я считаю за зародышевую оболочку, видна довольно резко. Брюшные пластинки срастаются вместе по замыкающей линии брюха. То же самое я наблюдал, повидимому, у совсем молодых окуньков, где зародышевая оболочка много тоньше и прозрачнее. Я видел близ ствола позвоночника пару узких темных поло-

сок — будущие брюшные пластинки. Я думаю, что на этом основании можно сказать о позвоночных, что у них эмбрион вообще обрастает своими брюшными пластинками желток, хотя последний еще раньше окружается зародышевой оболочкой. У членистых животных происходит то же самое. Их боковые пластинки, благодаря своей толщине, ясно отличаются от зародышевой оболочки как таковой, причем они также обрастают желток. У моллюсков весь зародыш, повидимому, равномерно изменяется. Поэтому о них нельзя сказать, что у них эмбрион обрастает желток, но правильнее сказать, что с момента оплодотворения остается в качестве покрова желтка; дело в том, что здесь не заметно обособления зародыша на эмбрион и зародышевую оболочку, скорее весь зародыш делается эмбрионом. Весьма вероятно, что то же самое имеется у животных лучистого типа, если в этом ряде животные формы развиваются из настоящего яйца, о чем мы ничего не знаем.* Если же они возникают из простых зачатковых зерен (т. е. бесполым путем), то это явление еще очевиднее, так как зародышевое зерно, насколько нам известно, развивается нацело и есть не что иное, как зародыш без желтка.

Мы не должны упустить здесь одно интересное соотношение. В тех яйцах, в которых зародыш ясно разделяется на эмбрион и зародышевую оболочку, это разделение обусловлено анимальной частью эмбриона. Именно анимальная часть растет так сильно, что становится заметным отграничение эмбриона от зародышевой оболочки. Затем, когда вся форма животного уже определилась, то проявляет, повидимому, известную самостоятельность и пластическая часть, которая у членистых животных чаще всего ограничивается только отделением,

* Едва ли в настоящее время для истории развития есть вопрос более интересный, чем наблюдения над развитием морской звезды, а затем головоногих моллюсков. По Каволини у последних желточный мешок выступает из полости рта, что трудно уразуметь (Abhandl. über die Erzeugung der Fische und Krebse, в переводе Циммермана, 1792, стр. 54).

а затем выступают отдельные органы; у позвоночных животных эта самостоятельность заходит так далеко, что здесь пластическая система развивается ассиметрично. Влияние пластической части на анимальную то там, то здесь едва заметно. Иначе дело обстоит у моллюсков. У них пластическая часть очень рано делается самостоятельной и влияет определяюще на внешнюю форму. Заметно, что существенный характер животного здесь обнаруживается очень рано; история развития и дает основание для того, чтобы присвоить моллюскам наименование пластических животных. Отсюда лучше видно, есть ли основание сравнивать моллюсков с вегетативным отделом тела позвоночных — именно по его преобладающему характеру, а не по сумме отдельных частей. У моллюсков имеется также и некоторая анимальная часть, которая занимает всю периферию тела и у брюхоногих образует значительную часть подошвы ноги. По сравнению с другими животными моллюски — это живые животы, но поскольку эти животы развиваются самостоятельно, без влияния на них более высокообразованной анимальной части, то они имеют все же часть, которая для них носит более анимальный характер, и это именно та часть, которая первоначально образует наружную, повернутую от желтка поверхность зародыша.

При всех четырех формах развития поверхность зародыша, обращенная к желтку, не изменяет своего положения, но удерживает его и делается пищеварительной поверхностью взрослого животного. Далее, при всех формах развития периферическая поверхность взрослого животного есть наружная поверхность зародыша, повернутая в сторону от желтка. Поэтому я считал возможным по праву утверждать, что именно отношение к желтку вызывает в зародыше первичное обособление на анимальный и пластический слои. Но не у всех животных в с я внешняя поверхность зародыша остается снаружи. У позвоночных вследствие их двойного симметричного развития часть наружной поверхности верхней половины тела замыкается и превращается в нервную трубку. т. е.

в спинной и головной мозг — части, которые отсутствуют у других типов. Мне хотелось бы представить совершенно наглядно, что именно план развития порождает главные особенности типа. Представим себе, что у какого-нибудь членистого животного, взятого в момент его наиболее раннего развития, часть зародыша приподнимается с обеих сторон и по этой причине часть его внешней поверхности замыкается, в таком случае эта замкнутая часть была бы центральной анимальной частью. Тогда все внутренние органы в соответствии с этой частью расположились бы, как у позвоночных, кроме пластической нервной системы, которая под влиянием анимальной нервной системы приблизилась бы, повидимому, к нервной системе позвоночных. Однако по отношению ко внешнему миру все внутренние части расположились бы в обратном порядке, так как сама центральная часть лежала бы внизу. Если бы мы перевернули такое животное, то все его внешние части находились бы по отношению ко внешнему миру в обратном порядке — конечности и органы чувств, а также разгибательные и сгибательные поверхности тела, предполагая, что последние с появлением центральной части не потерпят превращения. Отсюда мы вновь заключаем, что при появлении центральной части, хотя положение пластических органов по отношению к анимальному телу остается неизмененным, но отношение ко внешнему миру и все, что это отношение в теле характеризует, получит обратное положение. В первом случае, когда ход развития представляет простую симметрию, центральная линия, из которой развитие исходит, будет сгибательной (нижней) стороной животного; при двусимметричном развитии сторона, от которой последнее исходит, будет его разгибательной (верхней) стороной. По сгибательной стороне развиваются конечности и ротовые части. Уже вследствие этого она оказывается, в ее глубочайшем значении, обращенной к нашей планете. На разгибательной стороне, которая отвращена от земли, образуются органы чувств.

Я начал этот королларий замечанием, что животных следует разделять по способу их развития, и я достаточно обстоятельно доказал, что главные типы имеют свою собственную форму развития. Я позволю себе еще отметить в двух словах, что если бы мы знали достаточно полно историю развития животных для различных классов и семейств, то мы получили бы в свое распоряжение надежнейшее руководство в деле дальнейшего разделения животного мира. Если бы мы имели это в виду, то мы с легкостью поставили бы насекомых на более высокую ступень образования, чем стоят арахниды и ракообразные. Мы признали бы батрахий достаточно обособленными, чтобы вместе с Бленвиллем [73] отделить их от рептилий как особый класс, ибо что же они имеют с рептилиями общего, кроме разве того, что они — не рыбы, не птицы и не млекопитающие?

СХОЛИЙ VI



САМЫЙ ОБЩИЙ РЕЗУЛЬТАТ

При пересмотре содержания всех схолиев из них возникает самый общий результат. Мы нашли, что роль размножения состоит в том, что часть превращается в целое (схол. II); мы нашли далее, что при развитии растет самостоятельность организма по отношению к его окружению (схол. II), как и определенность его формы (схол. I); что во внутреннем строении из более общих частей выступают более специальные и увеличивается их своеобразие (схол. III); что особь как носитель определенной органической формы постепенно переходит от общих форм к более специальным (схол. V), и можно было бы выразить наиболее общий результат наших изысканий и соображений таким образом:

История развития особи есть история роста ее индивидуальности во всех отношениях.

Этот общий результат, без сомнения, так прост, что он на первый взгляд не нуждается ни в каких доказательствах, но может быть признан a priori. Однако мы думаем, что эта простота есть лишь признак истины, и именно поэтому является порукой последней. Если бы сущность исторического развития была бы наперед признана такой, как мы ее охарактеризовали, то можно и должно было бы вывести путем дедукции,

что особь определенной формы достигает ее, переходя от более общего к более специальному состоянию. Но опыт во всех случаях научает нас, что дедукции всегда будут надежные, если их результаты будут предварительно подготовлены путем наблюдения. Человек мог бы обладать еще более серьезным духовным наследством, чем он действительно обладает, если бы это было поставлено по-иному.

Если вышеприведенный общий результат этой работы содержателен и отвечает истине, то в природе существует одна основная идея, которая проходит через все формы и ступени развития животного мира и управляет всеми отдельными явлениями.[74] Эта идея есть та самая, которая стянула в сферы рассеянные массы вещества, та самая, которая воспроизвела живые формы из праха на твердой поверхности планеты. Эта идея есть не что иное, как сама жизнь, а ее высказывания суть различные формы живого.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ I—III

Таблицы I и II

Обе первые таблицы содержат рисунки разрезов через куриный эмбрион в первое время насиживания и должны наглядно показать, как часть зародыша превращается в эмбрион. Все рисунки увеличены приблизительно в шесть раз. Разрезы даны частью продольные, частью поперечные. В общем, всегда имелось в виду представить все части в их взаимном расположении. Однако строгое следование этому правилу не отвечало бы цели изображений, т. е. их наибольшей ясности. Поэтому 1) на продольных разрезах образовавшиеся, начиная с третьего дня, изгибы головного и хвостового концов не принимались во внимание, и средняя плоскость тела принята в качестве плоскости рисунка. Точно так же 2) на всех разрезах мочевой мешок и сердце с его отдельными частями показаны лежащими в средней плоскости тела. Наконец, 3) более поздние эмбрионы, начиная с третьего дня, немного выпрямлены, но так, что эмбрион на пятый день оказывается более изогнутым, чем эмбрион на четвертый день, а последний — более трехдневного, вследствие чего и взаимное соотношение частей менее нарушено. На всех рисунках желточная оболочка показана пунктирной линией.

Чтобы сделать понятнее связь сосудов, изображены и боковые сосуды. Эти последние показаны не сплошными, но пунктирными линиями, чтобы при рассмотрении глаз мог тотчас ориентироваться в том, что лежит в средней плоскости и что вне ее. На продольных разрезах, в интересах ясности рисунка, спинной мозг и спинные пластинки не различались.

Продольные разрезы обозначены римскими цифрами, отвечающие им поперечные разрезы — арабскими цифрами того же значения. Буквы, которыми обозначены отдельные части, не на всех рисунках даны полностью, чтобы не повредить отчетливости рисунков перегрузкой обозна-

чениями; но все продольные разрезы имеют одинаковые обозначения, точно так же, как и поперечные разрезы, так что принятые для одного рисунка обозначения можно легко применить и к другому рисунку, особенно когда рисунки поставлены таким образом, что они с легкостью поясняют взаимно друг друга.

Таблица I дает разрезы первого периода развития, или первых двух дней насиживания.

Таблица II дает рисунки, относящиеся ко второму периоду, или к трем следующим дням насиживания, а именно:

Рис. I — продольный разрез } средина (или несколько позднее) первого дня;
Рис. 1 — поперечный разрез }
Рис. II — продольный разрез } вторая половина первого дня;
Рис. 2 — поперечный разрез }
Рис. III — продольный разрез } начало второго дня;
Рис. 3 — поперечный разрез }
Рис. 3′ — вид со спинной стороны эмбриона;
Рис. IV — продольный разрез } средина второго дня;
Рис. 4 — поперечный разрез }
Рис. V — продольный разрез } конец второго дня;
Рис. 5 — поперечный разрез }
Рис. VI — продольный разрез на третий день;
Рис. 6′ и 6″ — поперечные разрезы эмбрионов этого дня (6′ — показывает более ранний, 6″ — более поздний момент развития);
Рис. VII — продольный разрез на четвертый день;
Рис. 7′ и 7″ — поперечные разрезы того же дня (7′ — более ранний и 7″ — более поздний момент развития);
Рис. VIII — продольный разрез } на пятый день.
Рис. 8 — поперечный разрез }

NB. Для того, чтобы эти разрезы, будучи сопоставлены в один ряд, поясняли бы постепенный ход развития, они для третьего и четвертого дней выбраны из той части тела, где кишечник еще не замкнут. Поперечные разрезы, сделанные через те же эмбрионы ближе к передней или к задней части тела, дали бы совсем иную картину. Рис. 8 дает разрез непосредственно позади желточного хода.

На всех продольных разрезах приняты следующие обозначения:

A — край зародышевой оболочки;
B — граница ее сосудистого поля; позднее *B* обозначает также разрез через пограничную вену;
C — желточная оболочка;
D — скорлуповая оболочка;
E — центральная полость в желтке;
F — восходящий канал последней;

G — возвышение зародышевого слоя;
H — белый край последнего;
IKL — галоны;
a — передний конец спинной струны;
b — задний конец спинной струны;
ab — спинная струна;
c — передний конец спинной пластинки;
cb — спинная пластинка;
d — передний конец пищеварительного канала, позднее — ротовое отверстие;
e — дыхательный аппарат (на рисунке VI, там, где дыхательный аппарат виден только сбоку, а не снизу, эта буква взята в скобки);
f — желудок;
g — передний вход в пищеварительный канал;
h — желчный ход;
i — печень;
k — задний вход в пищеварительный канал;
gk — кишечный жолоб или незамкнутая часть кишечника;
l — прямая кишка;
m — мочевой мешок;
n — слепые кишки (на рис. VII буква *n* взята в скобки, так как слепые кишки торчат только сбоку);
o — задний конец пищеварительного канала; позднее заднепроходное отверстие зародыша;
p — загиб зародышевой оболочки при переходе ее в головную складку;
p' — загиб серозного листка и *p* — загиб сосудистого и слизистого листков;
q — загиб зародышевой оболочки при переходе эмбриона в хвостовую складку;
r — передний край головной складки или переход ее в остальную часть зародышевой оболочки;
r' — место серозного листка, который здесь обособился;
pr — головная складка;
s — нижний край хвостовой складки или переход ее в остальную зародышевую оболочку;
s' — обособленный от нее серозный листок;
qs — хвостовая складка;
rpqs — ложный амнион Вольфа;
t — передняя часть складки амниона;
prt — головной футляр;
u — задняя часть складки амниона;
qsu — хвостовой футляр;
p'r'tus'q' — амнион;
rtus — серозная оболочка или ложный амнион Пандера;
v — предсердия;
w — камеры сердца;
x — луковица аорты;
y — аорта } *y*, *z* показывают кроме того у эмбриона
z — брыжеечная артерия } более позднего времени мезентерий;
α — брыжеечная вена;
β — пупочная вена;
γ — ствол туловищной вены.

На поперечных разрезах

a — спинная струна;
b — наружный край спинной пластинки;
c — верхний край ее, будущая срединная линия спины;
bc — спинная пластинка;
d — наружный (а позднее нижний) край брюшной пластинки;
bd — брюшная пластинка;
e — загиб серозного листка;
de — кожная часть брюшной стенки;
f — край боковой складки;
g — боковая часть складки амниона, позднее — место замыкания амниона;
deg — амнион;
h — верхний угол;
i — нижний угол брыжеечной пластинки, позднее — брыжеечный шов;
hi — брыжеечная пластинка;
k — сосудистый листок кишечника;
l — слизистый листок кишечника;
lf — ложный амнион Вольфа;
m — Вольфово тело;
n — просвет брыжейки;
o — аорта;
p — мочевой мешок.

Таблица III

Эта таблица в значительной части посвящена идеальным схемам для уяснения известных соотношений между частями. Она служит для пояснения схолиев и королляриев. Отдельные фигуры будут во второй части использованы обстоятельнее, чем в первой части.

Рис. 1. Пузырек из яичника птицы, содержащий зрелый желток в вертикальном разрезе:
1 — стебель пузырька;
2 — рубчик пузырька;
3 — сам пузырек;
4 — совершенно спавшийся пузырек, получивший вид так называемого «желтого тела»;
a — внешняя оболочка пузырька, представляющая продолжение внешней оболочки яичника;
b — капсула пузырька;
c — желточная оболочка;
d — центральная полость в желтке;
e — зародышевый диск с зародышевым пузырьком.

Рис. 2. Вертикальный разрез через куриное яйцо в начале насиживания:
a — разрез через скорлупу
b — » » скорлуповую оболочку;
c — » » желточную оболочку;
d — » » центральную полость в желтке;
e — разрез через зародыш;
f — » » свод желточной оболочки над зародышем.

Рис. 3. Яйцо после 24-часового насиживания при рассмотрении сверху, но так, что скорлупа и скорлуповая оболочка показаны лишь в разрезе:
a — скорлупа;
b — скорлуповая оболочка;
c — граница между наружным и средним белком;
c — ligamentum albuminis Треддерна;
d — граница между средним и внутренним белком;
e — градинки;
f — желточный шар;
g — граница зародышевой оболочки;
gh — желточное поле;
h — граница зародышевого поля;
hi — сосудистое поле;
i — зародышевое поле с эмбрионом посредине.

Рис. 4. Идеальный вертикальный разрез через эмбрион позвоночного:
a — ствол позвоночного столба;
b — спинные пластинки; обе вместе образуют спинную трубку;
c — брюшные пластинки; обе образуют вместе брюшную трубку;
d — спинной мозг;
e — сосудисто-кожная трубка;
f — слизисто-кожная трубка;
g — ложные почки;
h — кожа;
i — амнион;
k — серозная оболочка;
l — желточный мешок.

Рис. 5. Изображение преобразования зародыша в эмбрион: βα — сосредоточие центральных линий всех основных органов;
a — спинная струна;
b — образовательные дуги спинных пластинок;
c — » » брюшных пластинок;
d — » » нервной трубки;
e — » » сосудистой трубки;
f — » » слизисто-кожной трубки;
m — гребень спинной пластинки;
m' — место в зародыше, откуда он происходит;
n — гребень брюшной пластинки;
n' — место в зародыше, откуда он происходит;
x — проникающая образовательная дуга органа зрения;
y — проникающая образовательная дуга органа слуха.

Рис. 6. Идеальное изображение органических движений в позвоночном животном. Тело животного представлено прозрачным, так что виден только его контур. Обозначен также абрис сердца (на схеме правое предсердие против нормы несколько смещено вниз). Вид со спинной стороны:
1' — путь красной крови в левый желудочек;
1 — путь красной крови из левого желудочка;
2 — путь венозной крови из передней половины тела в правое предсердие;
3 — путь венозной крови из задней половины тела в правое предсердие;

4 — путь крови по воротной вене;
5 — путь вдыхаемого воздуха;
6 — путь пищи из глотки в пищевод;
7 — путь пищевой кашицы из желудка в кишку;
8 — путь испражнений;
9 — путь выхода яиц.

Рис. 7. Идеальный поперечный разрез через позвоночное животное, чтобы показать тип конечностей:
a — ствол позвоночника;
b — верхняя дуга позвонка;
c — нижняя дуга позвонка или ребра;
d — спинная часть туловищного члена
e — брюшная часть туловищного члена
f — верхний отдел среднего члена
g — нижний отдел среднего члена
h — концевой член
h' — концевой член как плавник
} конечности;

Рис. 8. Идеальный поперечный разрез через членистое животное:
a — ствол или центральная линия для колец тела;
a' — замыкающая линия;
b — тазик;
c — бедро;
d — голень;
e — лапка;
f — крыло;
f' — положение неразвитого крыла.

Рис. 9. Эмбрион медузы.

Рис. 10. Схема образования животных удлиненного типа.


Рис. 11. Тип лучистых животных.

Рис. 12. Тип моллюсков.

Рис. 13. Тип членистых животных.

Рис. 14. Тип позвоночных.

Табл. I



I
A
B
C
H
I
K
L
F
E
D
C
C
D
1
2
c
b
a
B
B
II
c
b
a
3
3'
d
x
b'
y
a
b
III
a
b
4
c
b
d
IV
d
g
p
v w
r
5
b
d
f
h
o
V
t
z
k
r
g
w
p
p'
a
q
v
B
A


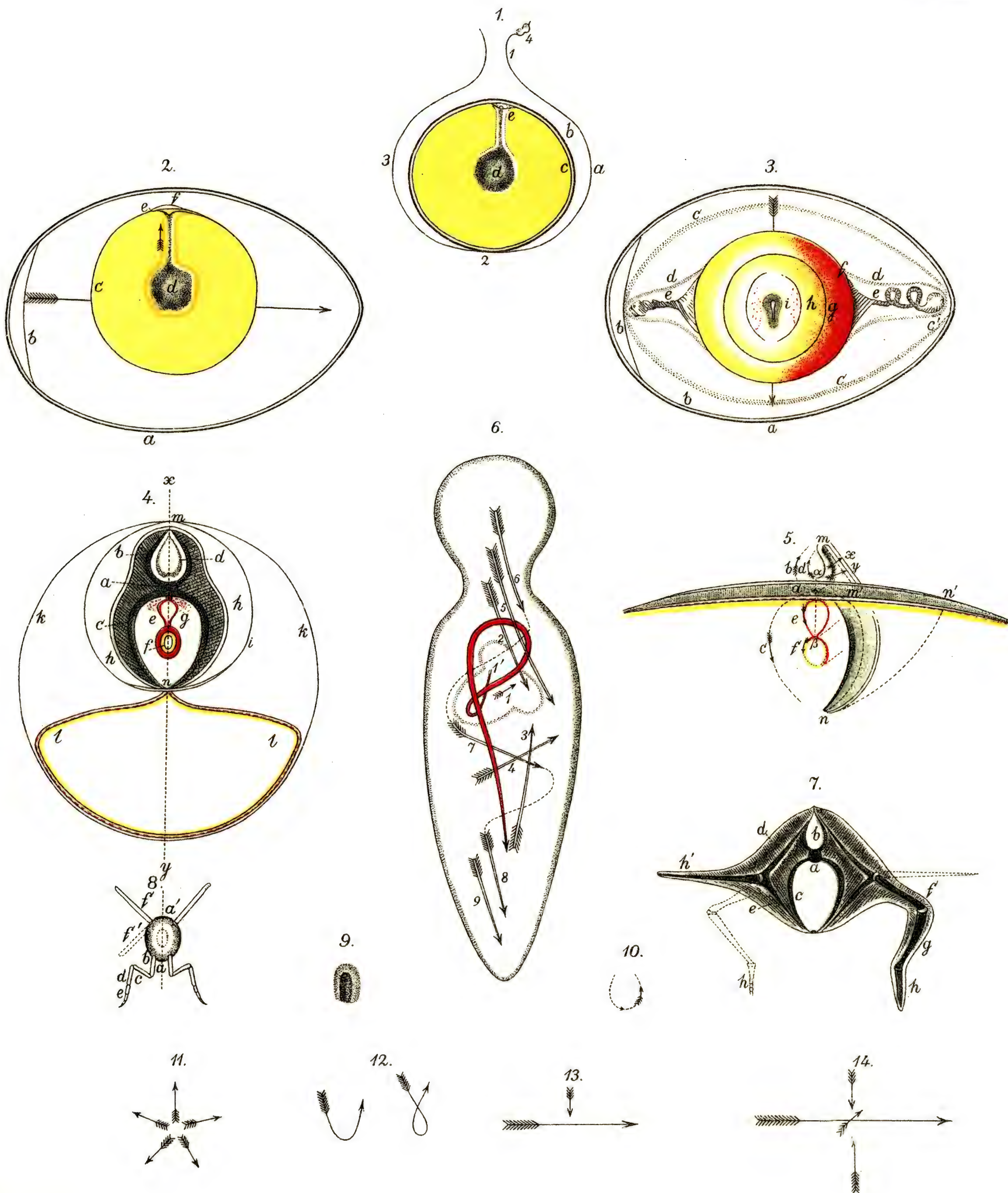

6′
6″
7′
7″
8
VI
VII
VIII

Табл. III



ПРИЛОЖЕНИЯ



ПОСЛЕСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА



Классический труд русского академика Карла Максимовича Бэра, первый том которого предлагается теперь вниманию читателя, появился в первый раз в 1828 г., знаменуя собой огромный шаг вперед в истории эмбриологии. Хотя Бэр смотрел на свой труд как на предварительный этюд и оставил его незаконченным, но по полноте и тщательности обработки он представляет собою нечто исключительное в истории биологических наук. В этом отношении Бэр напоминает Дарвина, который также смотрел на свое «Происхождение видов» как на «извлечение» из своего большого труда. Бэр не только описал с величайшей добросовестностью произведенные им наблюдения над развитием зародышей животных, но и сделал из этого материала ряд важнейших теоретических выводов, почему и назвал свой труд в подзаголовке: наблюдения и размышления.

Нами переведен первый том труда Бэра, самый важный по содержанию, который вышел в 1828 г. в Кенигсберге.*

Полный перевод классической работы Бэра на русский язык предпринят впервые. По данным академика Е. Н. Павловского, Бэр еще в 1844 г., будучи профессором Медико-хирургической академии в Петербурге, предположил напечатать на русском языке обширное сочинение (около 40 печатных листов), посвященное истории развития животных, при-

* Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg. 1828. Стр. 1—271.

чем просил Конференцию Академии выдать ему для этой цели нужные средства.* Из сообщения Бэра от 18 ноября 1844 г., опубликованного в книге акад. Е. Н. Павловского несомненно явствует, что в состав проектируемого труда должны были войти все ранее напечатанные Бэром материалы по этому вопросу. Если бы такое сочинение осуществилось, то мы уже давно имели бы на русском языке если не дословный перевод, то подробное изложение классической работы Бэра по эмбриологии. Нужные для издания средства были ассигнованы, но задуманное Бэром предприятие почему-то не осуществилось. «Несмотря на, казалось бы, благоприятное разрешение просьбы Бэра, — пишет по этому поводу акад. Е. Н. Павловский, — сочинение его, к величайшему сожалению, света не увидело».** Много лет спустя, в 1924 г., в издании «Классики естествознания» был напечатан перевод части «схолиев» Бэра, но без основного текста.*** Тем дело и ограничилось.

Следует заметить, что перевод сочинения Бэра представляет большие трудности, тем более что автор пользуется терминологией, давно вышедшей из научного употребления. Модернизировать эту терминологию и заменить выражения Бэра современными научными терминами мы считали неправильным и старались дать перевод, более близкий к эпохе Бэра, поясняя соответственные термины в примечаниях. Текст Бэра мы старались воспроизвести по возможности точно, лишь в необходимых случаях позволяя себе разделять на части его длинные и в иных случаях очень запутанные периоды.

Переводчики старались дать по возможности точный текст,

---

* Е. Н. Павловский. Академик К. М. Бэр и Медико-хирургическая академия. Изд. АН СССР, М.—Л., 1948, стр. 69—75. Приводимые Е. Н. Павловским данные извлечены из дел архива Военно-медицинской академии имени С. М. Кирова и опубликованы впервые.

** Там же, стр. 75.

*** Классики естествознания. Кн. II. Карл Эрнст ф.-Бэр. Избранные работы. Гос. Изд., Л., 1924.

ÜBER

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

DER

THIERE.

BEOBACHTUNG UND REFLEXION

VON

DR. KARL ERNST v. BAER.

ERSTER THEIL.

MIT DREI COLORIRTEN KUPFERTAFELN

KÖNIGSBERG 1828.

BEI DEN GEBRÜDERN BORNTRÄGER

Титульный лист сочинения К. М Бэра, с которого сделан настоящий перевод.
(Снимок с экземпляра Библиотеки Зоологического института Акалемии Наук СССР).

без всяких пропусков, соблюдая при этом все обозначения автора и даже его абзацы.

Вторую половину своего труда Бэр озаглавил «Схолии и короллярии». Мы удержали эти старинные названия, общепринятые в ученой литературе XVIII и первой половине XIX вв. ввиду того, что при цитировании Бэра авторы позднейших научных работ придерживаются его терминологии, ссылаясь на схолий Бэра такой-то или короллярий такой-то. Схолии (нем. Scholien, лат. scholae) в том смысле, как употребляет это слово Бэр, — пояснения к ученому труду, научные комментарии. Короллярии (нем. Korollarien, лат. corollaria) в переносном смысле — дополнения или добавления. В первоначальном же значении латинское слово corollarium означает золотой или серебряный веночек, который подносили артистам за искусную игру, или вообще какой-нибудь подарок. Отсюда в позднейшем литературном смысле — подарок читателю в виде добавления к основному тексту сочинения. Таким образом, заглавие «Схолии и короллярии» на современном научном языке можно передать как «Научные пояснения и дополнения».

Нам казалось совершенно необходимым сопроводить перевод комментариями. Мы ограничились лишь более необходимыми замечаниями и пояснениями, не ставя себе целью систематически сопоставить все описания и мысли Бэра с современными воззрениями. Это — особая задача, которая потребовала бы написания целой книги, значительной по объему.

Над переводом первой части потрудились проф. И. И. Канаев (§§ 1—6) и проф. И. И. Соколов (§§ 7—16). Перевод второй части (схолии и короллярии), а также большая часть примечаний и сопроводительная статья о жизни и деятельности Бэра принадлежат проф. Б. Е. Райкову. В работе над книгой принимал также участие проф. Ю. И. Полянский. Весьма ценное содействие оказал этой работе в качестве консультанта проф. П. Г. Светлов.

Прилагаемые таблицы представляют точную копию (со всеми буквенными и цифровыми обозначениями) с таблиц, рисованных Бэром собственноручно. В оригинале они раскрашены от руки акварелью.

В заключение считаем приятным долгом выразить глубокую благодарность академику Евгению Никаноровичу Павловскому, который, давно интересуясь личностью и трудами Бэра, отнесся к мысли перевести на русский язык его основную эмбриологическую работу с большим вниманием и интересом, оказав этому делу весьма ценное содействие.

Б. Е. Райков.

О ЖИЗНИ И НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ К. М. БЭРА



Русский академик Карл Максимович Бэр принадлежит к числу крупнейших мировых ученых. Фридрих Энгельс ставит его имя рядом с именами Дарвина и Ламарка.* Главным полем научной деятельности Бэра была биология, в частности эмбриология. Но кроме того, он завоевал себе почетное имя в области географии, антропологии и этнографии. Прославился он также как замечательный исследователь производительных сил России. Чрезвычайно многообразный в своей научной работе, Бэр во многих областях оставил оригинальный, блестящий след.

Идя по стопам русских академиков Вольфа и Пандера, Бэр создал свой замечательный труд, которому дал название «История развития животных». Этот труд является важнейшей вехой в истории эмбриологии. Будучи выдающимся наблюдателем и в то же время обладая гениальным обобщающим умом, Бэр не только сделал в этой области ряд блестящих открытий, но пришел к замечательным теоретическим выводам, установив главные закономерности онтогенеза. Ниже эти заслуги нашего академика, в связи со значением его основного труда по истории развития животных, раскрыты более подробно.

Замечательным достижением Бэра в области теоретической биологии является — еще до появления трудов Дарвина —

---

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. XIV, стр. 483—484.

признание им идеи эволюции животного мира. Дарвин сам признал эту заслугу Бэра, указав на него как на одного из своих предшественников в своем кратком историческом очерке, который предпослан «Происхождению видов»: «Бэр, — указал Дарвин, — пользующийся таким глубоким уважением зоологов, приблизительно около 1859 года выразил свое убеждение, основанное главным образом на законах географического распределения, что формы, теперь совершенно различные, происходят от общих родителей».

Взгляды Бэра на эволюцию подвергались в течение его долгой жизни различным изменениям, но он до самой смерти оставался твердым приверженцем убеждения, что все наши знания в области эмбриологии, сравнительной анатомии и географии животных заставляют нас признать существование в природе процесса эволюции. Этот вывод Бэр называет «постулатом разума». «Отвергая трансмутацию, — писал он уже глубоким стариком, — пришлось бы объяснять происхождение животных чудом творения. Но естествоиспытатель, как таковой, не может и не должен верить в чудо. Допуская чудо, он упраздняет законы природы, между тем как назначение естествоиспытателя как раз в том и заключается, чтобы в чудесах открывать законы природы».

Бэр любил свою родину, заботился о ее благе, был русским патриотом в лучшем значении этого слова. Он доказал это трудами всей своей жизни. «Редко приходилось встречать людей, которые так были бы преданы России и ее интересам, как он», — справедливо отозвался о нем его сотрудник по научной работе акад. Ф. В. Овсянников.

1. Биографические данные

Карл Максимович Бэр родился 17 (28) февраля 1792 г. в пределах России в Эстляндии (Эстонии), в семье небогатого помещика. Предки Бэра жили в Эстляндии еще за столетие до завоевания Прибалтики Петром I. Мать Бэра была дочерью



Карл Максимович Бэр в молодые годы.
(Снимок с портрета, хранящегося в Архиве
Академии Наук СССР).

майора русской службы и приходилась своему мужу двоюродной сестрой. В семье было десять человек детей, причем Бэр был четвертым. Местом рождения Бэра было имение Пип в 106 км к югу от Ревеля (Таллина). Свои детские и отроческие годы Бэр прожил в деревне в обстановке, близкой к природе. Обучали детей домашние наставники, жившие в усадьбе. По счастью, эти учителя, которых Бэр подробно описывает в своей автобиографии, были люди достойные, способствовавшие развитию ребенка.

Бэр рассказывает, что он начал учиться сравнительно поздно, около восьми лет, когда он сам захотел научиться читать и ему стало стыдно своего незнания. Зато ученье пошло весьма быстро, через две недели ребенок уже овладел грамотой, а в десять лет начал изучать тригонометрию. На двенадцатом году мальчик преподнес отцу сделанный им собственноручно геодезический план усадьбы.

Для характеристики способностей Бэра можно привести следующий эпизод из его раннего обучения, описанный им в автобиографии. Первоначальному чтению детей обучала гувернантка, которая рассаживала их вокруг стола. Ребята читали по очереди вслух, так как книга для детского чтения была только одна. Таким образом, покуда очередь доходила до Бэра, ему приходилось видеть книгу «вверх ногами». Через некоторое время оказалось, что мальчик отлично научился читать книгу в обратном положении, притом совершенно ненамеренно. «Позднее, — рассказывает Бэр, — я пользовался этим ради шутки и читал книгу наоборот, держа ее так, чтобы другие могли смотреть в нее обычным способом. Мои слушатели обыкновенно говорили, что я знаю текст читаемого наизусть. Впоследствии это умение пригодилось мне, когда приходилось просматривать пачки печатных материалов, часть которых лежала в перевернутом виде».

Когда старшие дети начали учиться французскому языку, маленький Бэр присутствовал на уроках, будучи занят другим делом и не понимая ни одного слова по-французски. Но

потом оказалось, что он запомнил целые отрывки французского текста и мог цитировать их наизусть.

Естествознанию Бэра в детстве не учили, и пробудившийся к природе интерес ему пришлось удовлетворять самоучкой. Когда ему было одиннадцать лет, он заинтересовался ботаникой и начал самостоятельно определять растения по определителю. Бэр так полюбил эти занятия и так много занимался растениями, что получил в доме прозвище «ботаника». К четырнадцати годам мальчик обладал уже настолько солидными познаниями в этой области, что отыскал несколько редких для данной местности видов растений и разговаривал со взрослыми ботаниками как равный и даже оспаривал их мнения. В пятнадцать лет Бэр уже заметил научные ошибки в ботаническом сочинении Гринделя с описанием флоры Лифляндии и Эстляндии. Увлечение ботаникой имело и практические последствия: Бэр собирал лекарственные растения и помещал их в домашнюю аптеку.

К занятиям ботаникой скоро прибавились занятия по зоологии, причем мальчик собирал насекомых, консервировал в спирту ящериц, змей и т. д. Все это он делал самостоятельно, а пособием ему служила естественная история Эспера, расположенная по Линнеевой системе, которую ему где-то удалось раздобыть.

В 1807 г., когда Бэру исполнилось пятнадцать лет, домашнее учение было окончено, и он поступил пансионером в среднюю школу в Ревеле. К этому времени он порядочно знал математику, вполне владел немецким и эстонским языками, а кроме того, знал французский и английский языки и свободно читал на них книги. Ревельская школа, в которую поступил Бэр, была для своего времени поставлена очень хорошо, хотя она давала чисто классическое образование. Бэр называет свое пребывание в ревельской школе наиболее счастливым временем своей жизни. Но все же Бэр не сделался сторонником классического образования и впоследствии всегда возражал против классической системы в школьном обучении.

Во время пребывания в средней школе у Бэра продолжала развиваться та же любовь к знаниям, которая проявилась у него уже во время домашнего воспитания. Например, он стал посещать книжные аукционы, которые иногда бывали в городе, и покупал на свои скудные средства научные сочинения, тратя на книги деньги, предназначенные на завтраки, в результате чего должен был в течение некоторого времени отказывать себе в самом необходимом.

В 1810 г., восемнадцати лет от роду, Бэр окончил среднюю школу и поступил на медицинский факультет Дерптского университета. В своей автобиографии Бэр подробно описывает достоинства и недостатки этого учебного заведения, незадолго перед тем открытого. Далеко не все профессора были на высоте положения. Положительными чертами Бэр рисует физика Паррота, ботаника Ледебура и физиолога Бурдаха, которые имели на него благотворное влияние. Выдающийся ботаник Ледебур стал для Бэра учителем-другом, который снабжал его книгами и у которого он бывал на дому. Личным знакомым Бэра сделался также проф. Бурдах, который читал анатомию и физиологию и пользовался среди студентов большой популярностью. Бурдах не ограничивался изложением фактических данных, но давал также их теоретическое истолкование. «Лекции Бурдаха, — рассказывает Бэр в своей автобиографии, — возбудили в Дерпте живейший интерес, так как они были весьма содержательными даже при самых обычных демонстрациях, иногда несколько схематичны, с натурфилософским оттенком. . . Бурдах преподавал нам общую анатомию в духе Биша. Мы все же получили на его лекциях общее представление о строении органического вещества, что было чрезвычайно ценно для нас. Особенно увлекал нас его курс под названием „История жизни", нечто вроде общей истории развития жизни». Вообще Бурдах сыграл немалую роль в жизни Бэра. Позднее он привлек Бэра к преподаванию в Кёнигсбергском университете и был его руководителем на первых шагах академической деятельности.

В 1814 г. Бэр окончил университет и защитил написанную на латинском языке диссертацию медицинского содержания — о болезнях, эндемичных для Эстонии.* Защита прошла благополучно, и 29 августа 1814 г. Бэр получил диплом доктора медицины.

Ко времени студенчества Бэра относится важный эпизод его жизни, а именно — его участие в качестве добровольца в Отечественной войне. После перехода армии Наполеона через Неман, одна из его дивизий осадила Ригу. Город подвергался повторным канонадам и был отчасти разрушен, в городе свирепствовал сыпной тиф, медицинская помощь была слаба, много врачей погибло от эпидемии. При таких обстоятельствах русское правительство запросило Дерптский университет, нельзя ли послать на рижский фронт в качестве врачей студентов — добровольцев со старших курсов. «В порыве патриотизма и юношеского энтузиазма, — рассказывает Бэр, — двадцать пять молодых людей заявили о своем желании отправиться на фронт». В числе последних был и Бэр. «Я не счел возможным остаться позади, — поясняет он этот шаг, — надо было, как говорится, постоять за Родину».

Условия работы на фронте оказались очень тяжелыми. Бэр получил в заведывание лазарет, где было 150 больных, из которых большинство были сыпнотифозными. Лазарет помещался в сарае, где едва успели поставить печи. Обход больных начинался с раннего утра и длился до наступления полной темноты. Вскоре Бэр сам заболел сыпным тифом и в течение многих дней лежал без всякой медицинской помощи в маленьком домике на окраине города и едва не погиб. Однако молодой организм справился с болезнью, но прошло довольно продолжительное время, прежде чем Бэр снова мог пойти в лазарет. В половине января 1813 г., когда война на рижском фронте пришла к концу, Бэр вернулся в университет и приступил к учению. Этот эпизод из его жизни имеет немаловаж-

* De morbis inter Esthonos endemicis. Dorpat, 1814.

ное значение для характеристики его личности в пору его возмужания. Мы видим патриотически настроенного юношу, который рискуя жизнью, идет на войну, чтобы, послужить своей великой родине. Это настроение выразилось и в написанном Бэром стихотворении, где он прославил подвиги русских войск по окончании войны с Наполеоном. Это стихотворение было положено на музыку и в 1814 г. распевалось студентами в виде кантаты на городской площади в Дерпте.

Окончив университет, Бэр не захотел сделаться практическим врачом и решил пополнить свое образование за границей, в Германии. Медицинские науки мало привлекали его, и хотя он не оставлял мысли о профессии врача, но его привлекала дорога ученого-биолога. Первоначальной целью своей поездки он избрал Венский университет, который славился в то время своими медицинскими силами. Однако Бэру не понравилась немецкая медицина, и он критически отнесся к ее прославленным авторитетам. Читая его записки, где он подробно рассказывает о своем пребывании в Вене, легко заметить, что дело было не столько в самой медицине, сколько в отношении к ней Бэра. У него был широкий обобщающий ум, стремящийся к рациональным выводам, к прочно построенным на фактической основе теориям. Между тем тогдашняя медицина ничем подобным не обладала. Лечили эмпирическими приемами, которые трудно было обосновать; истинных причин большинства болезней не знали, лечение было чисто симптоматическое, причем одни врачи травматизировали больных энергичными процедурами вроде обильных кровопусканий, другие, наоборот, почти вовсе не лечили больных, прописывая нейтральные средства и полагаясь на изречение «natura sanat», и т. д. Бэр еще в Дерпте усвоил недоверчивое отношение к медицине. В Вене это настроение постепенно усиливалось, и в конце концов Бэр решил отказаться от карьеры врача и заняться биологическими науками, из которых его более всего привлекала новая тогда дисциплина — сравни-

тельная анатомия. Он оставил Вену и направился в г. Вюрцбург, чтобы воспользоваться руководством известного ученого Дёллингера, который состоял там профессором сравнительной анатомии. Занятия у Дёллингера, которые продолжались около года, действительно сыграли роль поворотного пункта в жизни Бэра и направили его на тот путь, который впоследствии сделал его имя известным всему миру. Методика Дёллингера состояла в том, что он давал занимающимся работать совершенно самостоятельно, последовательно вскрывая и препарируя различных животных и пользуясь при этом монографической литературой, причем сам профессор оставлял за собой лишь общее руководство. «Не прошло и двух недель занятий, — пишет Бэр в своей автобиографии, рассказывая о своем пребывании в Вюрцбурге, — как я почувствовал, что нахожусь на верном пути. . . Я купил себе не только сравнительную анатомию Кювье, но и все те монографии, которые мог найти в Вюрцбурге. Чем самостоятельнее я работал, тем понятнее и интереснее были для меня работы других о тех или иных формах тела животных. Мне было чрезвычайно приятно, что каждый вечер я мог сказать себе, что достиг уже какого-то успеха, а оглядываясь на более длительные периоды этого моего умственного роста, я ясно видел его значительность. Чувство самоудовлетворения, которое я почти совсем утерял в Вене, снова поднялось во мне, что крайне благотворно подействовало на меня. Все мучительные мысли относительно моего будущего и относительно того, сумею ли я, занимаясь анатомией животных, достичь определенного положения в жизни, отошли теперь на задний план — не по легкомыслию, но совершенно сознательно. Прежде всего я хотел приобрести на основе личного опыта столько познаний в области сравнительной анатомии, чтобы я мог ориентироваться в этой науке и на основе полученных мною данных самому делать общие выводы».*

* Автобиография. 1865, стр. 231.

Таким образом Бэр нашел, наконец, то, к чему он стремился и что отвечало его умственному складу. Самостоятельно добывать факты и делать из этих фактов общие выводы — вот тот метод, который Бэр положил в основу своей научной работы и который привел его к таким блестящим результатам. Соединение опыта с умозрением, построение теории на данных точного эксперимента — вот что характерно для этого метода. У многих натуралистов того времени наблюдался разрыв между теоретической и экспериментальной работой. Например, Кювье и его ученики очень ценили опытные данные, но удовлетворялись регистрацией и систематизацией фактов, не желая итти дальше и боясь преждевременных обобщений или даже считая их делом несущественным. Приверженцы натурфилософии, наоборот, считали возможным обходиться без фактов в своих теоретических построениях или подгоняли факты под теории, построенные a priori. Бэр в своем научном творчестве сумел объединить обе стороны. Он был очень осторожен в своих теоретических обобщениях, может быть, даже в иных случаях слишком осторожен, но на факты он смотрел главным образом как на материал для обобщающих выводов. Вот почему для своей основной работы по развитию животных он взял подзаголовок: «Наблюдения и размышления». Это направление, основанное на синтезе умозрения и опыта, Бэр усвоил с самого начала своей научной работы и, повидимому, в немалой степени обязан этим Игнатию Дёллингеру (1770—1841), выдающемуся анатому и физиологу своего времени, которого и надо считать первым настоящим учителем Бэра в области анатомии.

Когда работа в Вюрцбурге стала подходить к концу, вопрос о будущем встал перед Бэром во весь рост. Срок его заграничной поездки кончался, личных средств у него не было, надо было искать себе службу. В это время, в 1816 г., он получил от своего бывшего учителя профессора Бурдаха, который теперь заведывал кафедрой анатомии и физиологии в Кёнигсберге, предложение — занять место прозектора при кафедре. Бэр

обрадовался этому предложению, так как оно давало ему возможность работать на академическом поприще и заниматься наукой. Но, с другой стороны, ему не хотелось оставаться за границей, его тянуло вернуться на родину. «Если бы я получил ту же должность в Прибалтийском крае или в Петербурге, — пишет Бэр в своей автобиографии, — я не задумался бы ни на одну минуту». Но на родине не представилось ничего другого, кроме профессии практикующего врача, так как Бэр избрал себе такую научную специальность, спрос на которую был крайне ограничен. Повидимому, не оставалось ничего другого, как ехать в Кёнигсберг. Но Бэр еще долго колебался и не решался сразу принять предложение Бурдаха. В конце концов он дал условное согласие, выговорив себе право провести до поступления на работу одну зиму в Берлине, где ему хотелось послушать местных профессоров для окончательного завершения своего естественно-научного образования. «Дав свое согласие на приезд в Кёнигсберг, — пишет Бэр по этому поводу, — я чувствовал, что всем существом, всеми нитями своего сердца я связан с родиной». Даже согласившись на эту поездку, Бэр ни минуты не считал, что уезжает из России надолго. «Едва ли уместно останавливаться на подробностях моего свидания с родными и прощания с ними, — пишет Бэр в своей автобиографии, — достаточно сказать, что по общему мнению моих родных мой переезд за границу был лишь переходной ступенью в моей жизни — мостиком для получения постоянной службы на родине». Отсюда видно, что переселение Бэра за границу было в значительной степени вынужденным и объясняется тем, что вследствие избранной им специальности для него ничего подходящего в тогдашней России не нашлось, и ему пришлось волей-неволей уехать на чужбину и пробыть там целый ряд лет.

Бэр приехал в Кёнигсберг в августе 1817 г. Первые два года он исполнял прозекторские обязанности, читал студентам-медикам анатомию человека и руководил их практическими занятиями на трупах. В 1819 г. он был назначен экстраорди-

нарным профессором зоологии, а в 1822 г., тридцати лет от роду, защитил диссертацию на тему об ископаемых млекопитающих и получил звание ординарного профессора. Наряду с педагогической деятельностью в университете, шла напряженнейшая научная работа Бэра, которая составляла главное содержание его жизни. В первые два года, занятый преподаванием анатомии, Бэр ничего не писал. Затем начал заниматься изучением строения млекопитающих, которых можно было получить в Восточной Пруссии, — лося, тюленя, дельфина, зубра. Изучал также анатомию осетра. В начале 20-х годов Бэр усердно работал над червями-паразитами пресноводных моллюсков и некоторыми другими мелкими пресноводными организмами из стоячих вод окрестностей города. Собранные вместе семь отдельных мемуаров на эту тему составили обширную работу, озаглавленную «Материалы к познанию низших животных».*

Годы 1820—1825 были для Бэра эпохой его многочисленных публичных выступлений с докладами в местных научно-просветительных обществах. Для своих докладов Бэр выбирал широкие общебиологические темы, например, о единстве органической и неорганической природы, о развитии жизни на земле, о происхождении и распространении человеческого рода, о родстве животных между собою и пр. Лишь один из этих докладов был напечатан — в 1834 г.; остальные же не увидели света, остались в рукописном виде и хранятся в настоящее время в фондах Архива Академии Наук СССР. Содержание этих докладов, лишь недавно изученных, оказалось весьма важным, так как они рисуют биологические воззрения Бэра в его молодые годы в несколько ином свете, чем их принято излагать на основании его печатных работ. Бэр выступает в них с эволюционными взглядами очень смелого и широкого охвата. Лишь впоследствии, во вторую половину его

* Beiträge zur Kenntniss der niederen Thiere. С 6 таблицами рисунков. Напечатана в «Nova Acta» Acad. Leop. Carolinae, 1827, XIII, pars II, стр. 523—762.

жизни, эти его воззрения изменились в смысле сужения масштаба эволюции, хотя сторонником трансформизма Бэр остался до конца жизни.

Важнейшими научными трудами первого периода жизни Бэра являются его эмбриологические исследования, которыми он стал заниматься с начала 20-х годов и особенно интенсивно в 1825—1828 гг. Результатом этих исследований была опубликованная Бэром в 1827 г. на латинском языке монография об открытии им яйца млекопитающих.* В следующем году был напечатан первый том капитального труда Бэра «История развития животных», русский перевод которого теперь предлагается читателю. Бэр чрезвычайно увлекся эмбриологией и вел свои научные исследования с настойчивой и страстной энергией, напоминающей манеру работы Ивана Петровича Павлова. Безвыходно сидя целыми неделями и месяцами в своей лаборатории, Бэр подорвал свое здоровье, как он сам рассказывает об этом в своей автобиографии.

«Я слишком много времени, — рассказывает Бэр, — проводил в сидячем наклонном положении — начиная с весны, когда только начал таять снег, и вплоть до самого разгара лета. Именно в этот период я и занимался исследованиями о развитии. Мое пищеварение стало страдать, тем более, что раньше я много времени проводил в природе, в особенности, приветствуя ее пробуждение — весну. Я очень страдал от отсутствия движения на свежем воздухе. Прежде я был неутомимым ходоком, а теперь превратился в какого-то рака-отшельника, не покидающего однажды выбранной раковины. Я жил в здании зоологического музея и летом читал студентам лекции по зоологии, что было моим главным занятием. Преподавание анатомии занимало второстепенное место. Заседания в комиссиях или в других служебных органах в Кёнигсберге бывали редко. Таким образом и вышло, что я перестал выхо-

---

* De ovi mammalium et hominis genesi. Lipsiae, 1827, 40 стр. (В виде письма к Петербургской Академии Наук).

дить из дома, когда еще лежал снег, а когда, наконец, выбрался и дошел до находившегося в ста шагах поля, то увидал, что рожь уже налилась. Это зрелище так привлекло меня, что я бросился на землю и стал укорять себя в своем нелепом отшельническом образе жизни: „Законы развития природы так или иначе будут найдены, — говорил я, иронизируя сам над собой, — но сделаешь ли это ты или другой, случится ли это теперь или в будущем году, — это довольно безразлично. Очень глупо приносить в жертву радости жизни, которых никто не сумеет тебе вернуть". Однако на следующий год повторилось то же самое. Последствия такого образа жизни не проходили и уже давали себя чувствовать. . . Я не хотел подвергать себя регулярному врачебному лечению, так как врачи обычно начинали с того, что я не должен так много сидеть на одном месте. В послеобеденные часы я часто должен был ложиться в постель, не будучи в состоянии заниматься умственной работой. Регулярный сон после обеда и устройство особого приспособления для писания сидя в качалке умеряли болезненные симптомы. . . Однако до основательного лечения с отказом от слишком продолжительного сидения на одном месте дело так и не дошло. От этого меня удерживала вся сумма моих стремлений и интересов. Закономерности, наблюдаемые в ходе развития позвоночных животных, поощряли меня к дальнейшим исследованиям во всех направлениях и давали мне надежду изменить обычные взгляды».

Бэр имел все основания ожидать, что его исследования по эмбриологии, которые он вел с таким увлечением, встретят всеобщее признание и принесут ему научную славу. Но этого как раз не случилось. Произошло даже нечто совершенно обратное. Бэр рассказывает в своей автобиографии, что открытие яйца млекопитающих доставило ему на первых порах только одни огорчения. Ученый мир Германии встретил это открытие сперва полным молчанием, а затем недоброжелательной и даже злостной критикой. В немецких журналах появились указания, что в открытии Бэра нет, якобы, ничего нового.

Особенно раздосадовало Бэра, что прусский министр просвещения Альтенштейн, который сам был натуралистом, иронически поздравил его с тем, что он «вторично» обнаружил в яичнике млекопитающих яйца. Появление «Истории развития животных» тоже не произвело того впечатления, на которое рассчитывал Бэр. Изложенные там воззрения, в особенности критическое отношение ко взглядам Меккеля и др., не встретили сочувствия со стороны большинства немецких естествоиспытателей. Все это крайне повлияло на ученого, особенно в связи с описанным выше состоянием его здоровья. Под влиянием всего этого он даже дал себе слово совершенно оставить занятия эмбриологией и перестал следить за эмбриологической литературой. Это решение и было причиною того, что Бэр прекратил работу над вторым томом своего труда по истории развития животных, который вышел лишь спустя девять лет и притом в незаконченном виде.

Читая автобиографию Бэра, написанную много лет спустя после указанных событий, нельзя себе составить ясного представления, почему он еще до переезда в Петербург перестал заниматься своими эмбриологическими изысканиями. Однако нашлись его вполне откровенные признания по этому поводу, сделанные им в частной переписке и опубликованные лишь через несколько лет после его смерти, в 1880 г. Вот что писал Бэр 30 декабря 1845 г. Теодору Бишофу — крупному анатому и физиологу, который занимался эмбриологией. Поблагодарив Бишофа за признание его ученых заслуг в области эмбриологии, Бэр так объясняет прекращение им работы в этой области: «Никто не мог разгадать причин моего долгого-долгого молчания, хотя у меня лежало неопубликованным еще многое, что потом было обнаружено другими, да, пожалуй, и теперь кое-что еще лежит у меня неизвестное в науке. . . Повидимому, единственной или по крайней мере важнейшей причиной этого является моя собственная чувствительность. Отдавая себе в этом отчет теперь, когда я уже научился смотреть на эмбриологию как

на чуждую для меня область, я должен признаться, что меня огорчило то ничтожное поощрение, которое я с самого начала получал в этой работе, но я был достаточно горд, чтобы смеяться над невниманием и нападками. Я мог бы рассказать вам об этом много любопытного». Затем Бэр приводит несколько примеров отрицательного отношения к его открытиям и заканчивает письмо следующей характерной тирадой: «В связи с этим, приехав в Петербург, я решил самым радикальным образом вырвать из моего сердца всякое научное честолюбие, причем мое благоразумие зашло, быть может, даже слишком далеко. Вообще я не решаюсь сказать, правильно ли я поступил, дав такой обет, но могу утверждать, что ранил себя глубоко, пожалуй, даже слишком глубоко. Теперь мне кажется, что я потерял лучшую кровь моего сердца».

Перейдем теперь к важнейшему событию в жизни Бэра, а именно, к его возвращению в 1834 г. из Пруссии в Россию. Основной причиной этого было, несомненно, желание вернуться на родину. Припомним, что Бэр согласился работать на чужбине после долгого колебания и во время продолжительного пребывания в Кёнигсберге неоднократно делал попытки возвратиться в Россию. В 1819 г. он вступил в переговоры с Дерптским университетом и дал уже согласие на переезд туда, но поставленные ему неприемлемые условия для научной работы заставили его отказаться. В 1826 г., когда освободилась кафедра зоологии в Виленском университете, Бэр поспешил послать туда свое заявление о желании занять эту кафедру, но, к сожалению, не получил никакого ответа. Наконец, в 1827 г. Бэр подал заявление о приеме его в состав Петербургской Академии Наук и посвятил ей свою работу об открытии им яйца млекопитающих. «Возможность переехать в Петербург, — пишет Бэр в своей автобиографии, — усилило мое патриотическое чувство». И хотя вопрос о возвращении в Россию затянулся на целые годы, но Бэр тем не менее не прекращал попыток разрешить его в желанном для него смысле.

Таким образом, патриотическое чувство влекло Бэра вернуться на родину. С другой стороны, его жизнь в Пруссии, несмотря на то, что он сделал там блестящую научную карьеру и очень скоро получил профессуру, оказалась вовсе не столь благоприятной. Мы уже указали выше, что научные достижения Бэра встретили отрицательное отношение со стороны немецких ученых, что его крайне обидело и огорчило. Спустя тридцать лет, будучи уже прославленной знаменитостью, Бэр с горечью вспоминал об оказанном ему немецкой наукой приеме и писал в своей автобиографии, что германские ученые должны были бы покраснеть от стыда по этому поводу. Прусское министерство просвещения стало тормозить экспериментальную научную работу Бэра. Бэр был человеком, бесконечно преданным науке, которую он ставил выше всего, и ради которой жертвовал своими личными и семейными интересами. Все эти огорчения, как он сам указывает в своей автобиографии, «заставили его вновь обратить взоры на восток». Попытки официальных лиц, а также друзей и знакомых удержать его в Кёнигсберге оказались на этот раз тщетными, и 19 октября 1834 г. Бэр с женой и пятью детьми, из которых старшему было тринадцать лет, а младшему пять, выехал из Кёнигсберга на лошадях и пустился в тысячеверстный путь, направляясь в Петербург.

С тех пор Бэр уже не покидал более своей великой родины. Свыше сорока лет он с достоинством носил звание русского академика, обогатив отечественную науку множеством ценных исследований. Из прожитых им восьмидесяти четырех лет он двадцать лет провел за рубежом и 64 года — в России, из них 33 года прожил в Петербурге.

По приезде в Россию Бэр перешел на иные темы научной работы. Если в Пруссии он был по преимуществу эмбриологом, то с возвращением на родину он стал географом, антропологом, этнографом, исследователем промысловых богатств России и т. д. Тематика его научной работы необыкновенно расширилась. Особенно его захватили научные экспедиции на

окраины России, которым он посвятил значительную часть своего времени во вторую половину жизни. Из усидчивого лабораторного работника он превратился в ученого-путешественника широкого масштаба. Время же его пребывания в Петербурге было заполнено работами самого разнообразного порядка, связанными с званием ординарного академика, которое было присвоено ему еще в 1828 г. Между прочим, Бэр взял на себя обязанность по приведению в порядок иностранного отдела Академической библиотеки, к чему отнесся очень серьезно. Вскоре же по приезде в Петербург он стал читать публичные лекции для врачей и натуралистов, делал доклады в заседаниях академиков. Одна из его речей «Взгляд на развитие наук», произнесенная 29 декабря 1835 г. на открытом собрании Академий, была напечатана в «Журнале Министерства Народного Просвещения» (1836, май). Одновременно в академических изданиях стали печататься его зоологические работы, частью проделанные им еще в кёнигсбергский период: данные по анатомии дельфина, развитии бесхвостых амфибий, вопрос о выбрасывании китами столбов воды, заметки о зубре и пр. Вскоре была задумана и осуществлена поездка на Новую Землю, которая открыла целую серию путешествий Бэра.

Бэр отправился на Север во главе небольшой экспедиции летом 1837 г. на двух небольших судах и пробыл на Новой Земле шесть недель. Экспедиция на Новую Землю при скудном оборудовании и краткости времени все же дала очень много в научном отношении благодаря вдумчивому научному руководству Бэра. Полярные исследователи позднейшего времени справедливо отмечают, что эта экспедиция составила эпоху в научном изучении нашего Севера. Новая Земля была исследована Бэром в топографическом, метеорологическом, геологическом, ботаническом и зоологическом отношениях, причем Бэр не ограничился сбором коллекций, но сделал и общие биологические выводы важного значения относительно характера органической жизни на крайнем Севере. Чтобы

оценить тщательность научных сборов Бэра, достаточно указать, что он вывез с Новой Земли 135 видов растений, тогда как в настоящее время после целого ряда исследований новоземельской флоры она содержит 160 видов, т. е. всего лишь на 25 видов более, чем собрал Бэр.*

В 1839 г. Бэр обследовал некоторые острова Финского залива, в 1840 г. побывал на Кольском полуострове.

В 1841 г. Бэр был приглашен в Медико-хирургическую академию в качестве профессора сравнительной анатомии и физиологии (1841—1852). Таким образом, он возобновил свою преподавательскую деятельность в высшей школе. Он организовал при Медико-хирургической академии, в сотрудничестве с Н. И. Пироговым, анатомический институт и значительно способствовал улучшению преподавания анатомии в этом учебном заведении. «Работа в высшей медицинской школе, — пишет академик Е. Н. Павловский, — в условиях русской действительности николаевских времен являлась особым этапом деятельности Бэра. В этой деятельности он, прежде всего, стремился к организации наглядного преподавания, которое развивало бы самостоятельность и активность учащегося. Поучительно проследить все попытки его на пути осуществления наиболее доходчивых методов преподавания, которые в основе могут считаться современными даже нашей эпохе.

В Медико-хирургической академии Бэр ставил весьма актуальные вопросы: откуда и как получать молодых русских ученых и как Медико-хирургическая академия может сделаться ,,питомником будущих доцентов''. Бэр пользовался авторитетом в Конференции Медико-хирургической академии, которая выбирала его в различные комиссии, выполнявшие важные поручения: по регламенту выбора профессоров, по оценке научных работ, по разработке проекта организации анатоми-

* Подробнее об этой поездке см.: М. М. Соловьев. Бэр на Новой Земле. Изд. АН СССР, 1934.



Карл Максимович Бэр
(1792—1876).

ческого института для практического изучения анатомии и мн. другие».*

В 1845 г. Бэр принял энергичное участие в основании Русского Географического общества, которое ему многим обязано и где он был членом Совета и председателем Этнографического отделения.

В 1845—1846 гг. Бэр получил заграничную командировку и ездил на Средиземное море с намерением возобновить свои работы по эмбриологии и собрать нужный для этого материал. Сперва эта надежда ему улыбнулась, но потом оказалось, что он уже не в состоянии отдаться этим занятиям всецело, и мысль о продолжении эмбриологических исследований была оставлена.

С начала 50-х годов Бэр стал заниматься антропологией; толчок в этом направлении дало заведывание Анатомическим музеем Академии Наук. Бэр интересовался преимущественно краниологией. Будучи новатором во всех тех областях, в которых он работал, Бэр и здесь пошел своим собственным путем и предложил свою классификацию черепа, основанную на точной системе измерений черепов в разных направлениях. Краниологическая система Бэра сыграла большую роль в истории физической антропологии и послужила рациональной основой для позднейших краниологических систем.

Из трудов Бэра этнографического содержания следует особо отметить его замечательную статью о новогвинейских народностях — папуасах и альфурах. В этой статье Бэр касается и общих вопросов биологии, между прочим, географических доказательств изменчивости видов и их эволюции. Именно эту статью и имел в виду Дарвин в приведенной выше ссылке, где он указывает, что Бэр был сторонником изменяемости видов. В заключительной части этой статьи Бэр подвергает разбору вопрос о единстве человеческого рода и решительно возражает так называемым полигенистам, т. е. ученым, которые

* Академик Е. Н. Павловский. Академик К. М. Бэр и Медико-хирургическая академия. М.—Л., 1948, стр. 7—8, 176.

утверждают, что человечество состоит из отдельных человеческих видов. Бэр был моногенистом и настаивал на видовом единстве человечества. Расизм, который исповедуют в настоящее время представители буржуазной науки, нашел бы в Бэре жестокого противника. Вот что писал он, например, по этому поводу в 1859 г. в статье, помещенной в ученом журнале Академии Наук: «Мы позволим себе спросить, не привели ли полигенистов к выводу о множественности человеческих видов побуждения совсем другого порядка, а именно, стремление считать, что негр, в особенности порабощенный, заведомо должен отличаться от европейца, невозможность признать негра принадлежащим к одному виду с европейцами из-за, якобы, безобразия негра, или, может быть, даже желание поставить его в положение человека, лишенного всяких прав и притязаний, присущих европейцу? Напрашивается предположение, не выставлено ли учение о якобы бесплодии смешанных браков и якобы физической и моральной несостоятельности человеческих гибридов с предвзятой целью — поддержать учение о множественности человеческих видов. . . Не представляется ли поэтому в высшей степени странным, что учение о вечной обособленности человеческих стволов настойчиво и упорно провозглашается как раз англо-американцами, язык которых своими совершенно сглаженными грамматическими формами свидетельствует о самом глубоком смешении народностей. Странно, что это учение идет от людей, которые и сами не знают, какой крови у них больше — британских ли аборигенов, кельтов или германцев. Естественно возникает мысль, что все это учение сочинено для того, чтобы оправдать себя в поступках, которые обычно вызывают угрызения совести. Англо-американцы с бесчеловечной жестокостью теснили туземцев и с бесчеловечным эгоизмом поработили негритянский ствол человечества, якобы худшего, чем поработители, сорта».

Трудно поверить, что эти горячие строки, столь нам близкие в настоящее время, писаны почти сто лет тому назад в ученом академическом журнале.

Во вторую половину своей жизни, начиная с 40-х годов, Бэр целый ряд лет посвятил исследованию производительных сил своей обширной родины, сосредоточив свое внимание преимущественно на области рыболовства. Высоко ставя науку как стремление к истинному познанию окружающего мира, Бэр не менее ценил ее практические стороны, стремясь уяснить себе, что может дать наука для практической жизни. Предпринимая ряд экспедиций на Чудское озеро (1851—1852), Балтийское море (1852). Каспийское (1853—1856) и Азовское моря (1861), Бэр поставил себе задачу: «приложить биологические теории к потребностям общежития и общественным интересам».

Несомненно, Бэр считал свои исследования по рыболовству важнейшим из того, что он сделал во вторую половину своей жизни. Эти исследования, особенно труды каспийских экспедиций, современная наука справедливо считает классическими.

Действительно, небольшая по составу участников и скудно снаряженная экспедиция, в условиях трудного передвижения по тогдашней России, без железных дорог, выяснила экологические условия существования промысловых рыб в огромном бассейне, установила места их нереста, проследила странствования рыб, определила причины колебания численности определенных видов рыб и т. д.* О размахе работ каспийской экспедиции можно судить хотя бы по тому, что она не ограничилась ихтиологией, но собрала и определила значительный материал по низшим беспозвоночным, ракообразным, моллюскам, гадам, птицам и млекопитающим, как это, например, явствует из перечня коллекций, переданных Бэром в Зоологический музей Академии Наук. В печатном виде результаты работы экспедиций Бэра составили четыре тома «Исследований о состоянии рыболовства в России» (СПб., 1860—1861), причем второй том написан самим Бэром, а остальные — его сотрудниками. Кроме того,

* М. М. Соловьев. Бэр на Каспии. Л., 1941.

Бэр написал ряд интересных очерков, названных им «Каспийские исследования», которые он печатал в «Бюллетене Академии Наук» и издал также в виде отдельного сборника. В этих работах Бэр выступил не только как зоолог, но и как географ в широком смысле этого слова.

В «Каспийских исследованиях» Бэр рассматривает общие естественно-научные вопросы, относящиеся к Каспию и его окрестностям. Дается, например, географическая картина Каспийского моря, выясняется его геологическое прошлое, его гидрохимический и температурный режим, влияние воды Каспия на его животный мир и пр. Здесь же Бэр рассматривает малоизвестный в то время режим р. Маныч, разбирает вопрос о прежнем течении р. Аракс; здесь же он излагает и свой знаменитый закон об асимметрии речных долин («закон Бэра»). Бэр обратил внимание, что у рек, текущих по меридиану, правый берег всегда более крут, чем левый, и объяснил это явление тем, что под влиянием вращения Земли течение отклоняется к правому берегу, подмывая последний. Это обобщение получило в науке название «закона Бэра». Таково содержание первых восьми выпусков «Каспийских исследований». Бэр начал составлять и девятый выпуск, посвященный физико-географическому и биологическому описанию р. Волги. Но эта большая работа осталась незаконченной, и девятый выпуск не вышел в свет.

Общеизвестно, что, помимо своей научной ценности, исследования Бэра по рыболовству принесли и непосредственные практические плоды, о чем он частично упоминает в своей автобиографии. Сюда относится охрана рыбных богатств России путем соответствующего законодательства, введение в пищевое употребление огромного запаса астраханской сельди, которая до того времени хищнически истреблялась для технических целей и т. д.

Занимаясь наукой, Бэр всегда думал о том, чтобы принести как можно больше пользы своей родной стране. Он повторял это неоднократно, и нет никакого сомне-

ния, что его обширная экспедиционная работа, охватившая и крайний север и крайний юг России, была продиктована этим желанием. При этом Бэр не отступал ни перед опасностями, ни перед лишениями. Из скромности он очень мало говорил об этом, но всякий, кто подробно ознакомится хотя бы с его путешествиями на Новую Землю, легко поймет, как часто дело шло там о жизни и смерти. «Я не останавливаюсь, — пишет Бэр в заключительной главе своих мемуаров, — на ряде других мелких происшествий, на том, как однажды я очутился в степи один при свирепом снежном буране, или как я лежал на берегу Карского моря без крова, без пищи, без возможности развести огонь вследствие снежной бури, и как был потом найден одним охотником на моржей из Кеми». И это Бэр называет «мелкими приключениями», причем даже не считает нужным сообщить какие-либо подробности этих случаев!

Подобными происшествиями богаты и его каспийские поездки. Например, задержавшись на станции Казбек Военно-грузинской дороги, он отваживается итти оттуда пешком во Владикавказ, притом под вечер, когда уже стемнело, будучи предупрежденным, что по дороге итти небезопасно. Заболев в Астрахани малярией и изнурившись настолько, что он едва мог двигаться по комнате, старик шестидесяти трех лет, только что оправившись, едет за сотню километров в Прикаспийские степи, чтобы изучить интересную р. Маныч, причем путешествует на калмыцких лошадях в очень трудных условиях.

Эти мирные подвиги, которых Бэр даже не вменял себе в особую заслугу, были сделаны для блага родной страны и во славу отечественной науки.

В 1860 г. Бэр принял деятельное участие в организации доныне существующего Русского энтомологического общества. Он был избран президентом этого общества и сделал на одном из заседаний интересный доклад: «Какой взгляд на живую природу наиболее правильный и как этот взгляд применить

к энтомологии?» («Записки Русского энтомологического общества», 1861, № 1).

Частная жизнь Бэра за петербургский период известна гораздо менее, чем обстоятельства его научной и общественной деятельности. Переехав в Петербург, Бэр первое время жил один, оставив семью в Ревеле. Семья Бэра была многодетной: у него было пять сыновей и одна дочь. Жена Бэра была скромная женщина, занятая семейными заботами. Она умерла в 1864 г. Из пяти сыновей Бэра ко времени переезда его в Дерпт осталось в живых только трое. Некоторые из мальчиков были слабого здоровья. Особенно потрясла Бэра ранняя смерть его старшего сына, который учился на Естественном факультете Дерптского университета и проявлял блестящие дарования. Он умер от тифа, будучи еще студентом.

Семья Бэра жила в Петербурге очень скромно, так как жить в большом городе при таком количестве детей было трудно. Поэтому, вероятно, Бэр не отказывался давать уроки по естествознанию детям за приличное вознаграждение и читал желающим платные курсы по научным вопросам.

Знакомые и друзья Бэра в петербургскую эпоху его жизни принадлежали преимущественно к той академической среде, в которой он вращался. Это были зоологи А. Ф. Миддендорф, И. П. Кеппен, палеонтолог Э. И. Эйхвальд, геолог Г. П. Гельмерсен, моряки-путешественники И. Ф. Крузенштерн, В. П. Врангель, Ф. П. Литке и др. Из профессоров Медико-хирургической академии ему были близки известный хирург и педагог Н. И. Пирогов и талантливый химик-органик Н. Н. Зинин. В хороших отношениях был Бэр с врачом-писателем В. И. Далем, получившим известность как составитель «Толкового словаря живого великорусского языка». Друзья периодически собирались у Бэра по пятницам. Эти «пятницы» были известны в ученом мире и попасть на них считалось честью. Такой чести удостоился, между прочим, молодой ботаник Лев Ценковский, впоследствии известный протистолог. В своих автобиографических заметках Ценковский рас-

сказывает, какое огромное облагораживающее впечатление производили на него эти вечера, проведенные в обществе Бэра и его гостей.

18 августа 1864 г. Академия Наук торжественно отпраздновала 50-летний юбилей ученой деятельности своего славного сочлена. Юбиляра приветствовали многочисленные депутации, было прочитано множество письменных приветствий. По случаю этого торжества Академия выбила в честь Бэра юбилейную медаль с характерным профилем великого натуралиста и надписью по ободу медали «Orsus ab ovo hominem homini ostendit» («Начав с яйца, он показал человеку человека»). Эстляндские соотечественники Бэра роскошно издали его автобиографию, которая, правда, не поспела из-за цензурных проволочек к самому юбилею и вышла в 1865 г. За юбилеем последовал торжественный обед, на котором произносились речи на всех языках. Бэр по принятому обычаю отвечал остроумной речью, которая, по свидетельству очевидцев, вызвала бурю восторгов.

Академия Наук учредила премию имени Бэра за лучшее сочинение по биологическим наукам, причем эта премия должна была присуждаться каждые три года. Первыми учеными, получившими Бэровскую премию в 1867 г., были молодые натуралисты И. И. Мечников и А. О. Ковалевский, которые впоследствии сделались украшением русской науки. В своем мнении по поводу этих трудов Бэр особенно горячо выражает свою искреннюю радость — «чисто как патриот», по его собственному выражению, по поводу успехов русской национальной науки.

Правительство назначило Бэру пожизненную пенсию в 3000 рублей в год, что вполне устроило его материальное положение. После своего юбилея Бэр решил удалиться на покой в родной ему город Дерпт и летом 1867 г. переселился туда окончательно и перевез свои научные коллекции и свою библиотеку. В Дерпте Бэр прожил 12 лет и поддерживал знакомство главным образом с профессорами университета и мест-

ными врачами, среди которых ему был близок доктор К. К. Зейдлиц, бывший профессор терапевтической клиники при Медико-хирургической академии в Петербурге. Он, как и Бэр, вышел в отставку и поселился в Дерпте навсегда. Зейдлиц известен также тем, что был очень дружен с поэтом Жуковским, с которым постоянно переписывался.*

Несмотря на надвинувшуюся старость, Бэр не прекращал, однако, своих научных занятий. Конечно, экспериментальных работ он не мог производить, вследствие ослабления зрения, но занялся теоретическими вопросами биологии в связи с появлением теории Дарвина. По своим научным воззрениям Бэр был трансформистом, и Дарвин сам указал его в числе своих предшественников в историческом очерке, предпосланном «Происхождению видов». Однако Бэр принимал эволюцию, в особенности во второй половине своей жизни, в ограниченных пределах и не разделял воззрений Дарвина на руководящее значение борьбы за существование и переживания наиболее приспособленных. В качестве фактора изменчивости Бэр придавал большое значение влиянию на организмы условий существования. Будучи человеком вполне неверующим в церковном смысле, противником всякого фидеизма, Бэр критиковал Дарвина не с религиозных позиций, но рассматривал его теорию как интересную, но еще не вполне доказанную гипотезу.

Дерптский досуг дал Бэру возможность заняться и другого рода изысканиями, не имеющими прямого отношения к естествознанию и скорее историко-филологического характера. Он решил применить строгий метод естествоиспытателя в области исторических наук. Эти работы составили третью часть его «Речей и статей» (СПб., 1873).

В одной статье Бэр, пользуясь данными, сообщенными Геродотом, прослеживает торговый путь через русскую рав-

* О К. К. Зейдлице, знаменитом терапевте своего времени, см. в книге академика Е. Н. Павловского «К. М. Бэр и Медико-хирургическая академия» (1948, стр. 90, 92).

нину за пять веков до нашей эры. Любопытна другая статья, которая, однако, подверглась резкой критике филологов, — о местностях, где путешествовал Одиссей. Бэр доказывает, что Одиссей странствовал не по Средиземному, но по Черному морю и отожествляет имеющиеся в «Одиссее» указания на различные местности с черноморским побережьем.

В статье «Где следует искать Офир Соломона?» Бэр разбирает вопрос, где могла находиться эта библейская загадочная страна, откуда корабль привез Соломону 420 талантов золота, и приходит к заключению, что Офир — это полуостров Малакка.

В 1872 г. ученый мир Дерпта отпраздновал 80-й год рождения Бэра. К этому времени он стал уже настолько плохо видеть, что имел постоянного секретаря, который читал ему вслух и вел его корреспонденцию. В 1874 г. почитатели Бэра устроили небольшое торжество по случаю 60-летия его научной деятельности, на котором он произнес довольно длинную благодарственную речь.

16 ноября 1876 г. Бэр тихо скончался после небольшой простуды, проболев всего несколько дней. 19 ноября состоялись торжественные похороны Бэра в Дерпте, на которых присутствовали почти все профессора и студенты Дерптского университета и в которых приняла участие делегация академиков, специально прибывшая по этому случаю из Петербурга.

Мирная кончина Бэра была до некоторой степени омрачена статьями, появившимися вскоре после его смерти в русской и немецкой печати на тему о том, что Бэр, будучи безбожником в жизни, перед смертью, якобы, раскаялся и примирился с богом. Распространителем этого известия был дерптский пастор Энгельгардт, который без всякого приглашения со стороны близких больного побывал у Бэра за несколько часов до его кончины и пустил в ход этот рассказ, с радостью подхваченный церковниками. Однако тщательное исследование всех обстоятельств смерти Бэра, сделанное автором этой

статьи, совершенно опровергло эту легенду, доказав ее полную несостоятельность.*

16 ноября 1886 г. в Дерпте был открыт памятник Бэру работы Опекушина. Бэр изображен сидящим с раскрытой книгой на коленях. Копия с этого памятника находится в вестибюле Зоологического музея Академии Наук СССР в Ленинграде. Другой вариант этого памятника, также очень удачный, поставлен в здании Библиотеки Академии Наук СССР в Ленинграде при входе во второй этаж.

17 февраля 1892 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Бэра. Однако тогдашний состав президиума Академии Наук почему-то не счел нужным отметить эту годовщину. Иначе отнеслась к памяти Бэра Академия Наук СССР, которая в 1928 г. ознаменовала столетие со дня избрания Бэра в число академиков торжественным заседанием под председательством президента А. П. Карпинского. Для чествования памяти Бэра была организована комиссия под председательством акад. В. И. Вернадского, которая устроила в стенах Библиотеки Академии Наук выставку, характеризующую жизнь и научную деятельность Бэра. Тогда же было сделано описание этой выставки, порученное М. М. Соловьеву, которое вышло отдельной книжкой.** Комиссия по истории знаний Академии Наук СССР издала в 1927 г. под редакцией акад. В. И. Вернадского «Первый сборник памяти Бэра».

В последние годы в Советском Союзе деятельность Бэра и его прогрессивные идеи стали привлекать особый интерес и внимание. Был разобран и приведен в порядок долго лежавший под спудом огромный рукописный фонд Бэра, хранящийся в Архиве Академии Наук СССР, над чем особенно много потрудился покойный М. М. Соловьев. Он же напечатал две боль-

* Б. Е. Райков. Последние дни Бэра. Тр. Инст. истор. естествозн. Акад. Наук СССР, т. II, 1948.

** М. М. Соловьев. Путеводитель по выставке в память академика К. М. Бэра. Изд. АН СССР, Л., 1927, стр. 1—25, с изображением медали в честь Бэра.

ших содержательных работы, посвященных истории путешествий Бэра по России: «Бэр на Новой Земле» (1934) и «Бэр на Каспии» (1941). После Великой Отечественной войны рукописное наследство Бэра стал систематически изучать проф. Б. Е. Райков. В 1948 г. вышла в свет ценная книга акад. Е. Н. Павловского «К. М. Бэр и Медико-хирургическая академия», основанная на тщательном изучении архивных документов. Прежний неверный взгляд на Бэра, как на человека, чуждого интересам нашей великой Родины, уступил место исторически правильной оценке Бэра как великого русского ученого и патриота.

2. Работы Бэра по эмбриологии и их значение в истории науки

Бэр начал заниматься эмбриологическими исследованиями вскоре же после своего вступления на академическое поприще. По его собственному рассказу первым толчком к занятиям эмбриологией для него послужила диссертация его земляка и университетского товарища Пандера о развитии куриного зародыша.

Бэр присутствовал при самом начале этой работы Пандера в Вюрцбурге, где последний ставил в 1816 г. свои наблюдения над насиженными яйцами. В 1818 г. Пандер прислал Бэру печатный экземпляр своей диссертации на латинском языке. В работе были подробно описаны изменения, какие происходят в насиженном яйце в течение первых пяти дней, причем Пандер подтвердил в основном старые исследования Каспара Вольфа, сделанные последним еще в XVIII в., но оставшиеся малоизвестными ученому миру. Пандер сделал гораздо больше, чем Вольф, а именно, ему удалось вполне ясно проследить расслоение зародыша на отдельные слои, или «листки», по его выражению, которым он дал особые названия: серозный, сосудистый и слизистый листки.

Весьма любопытно, что когда Бэр стал читать диссертацию Пандера, то он на первых порах ничего в ней не понял. Объяс-

няется это, во-первых, сложностью описываемых процессов, которые в словесной передаче усваиваются с трудом, а во-вторых, тем, что Бэр получил от автора латинский текст его диссертации без рисунков — в том виде, в каком она была представлена для получения докторской степени. Однако через некоторое время Пандер прислал ему немецкий текст своей работы с десятью отличными гравюрами на меди, которые и помогли Бэру лучше усвоить содержание этой работы.*

«Непонимание диссертации Пандера, — пишет Бэр в своих мемуарах, — наблюдалось не только у меня, но было, видимо, довольно общим явлением. Я позволю себе коснуться этого обстоятельства несколько подробнее, поскольку именно это непонимание дало мне, а также, вероятно, и другим, побудительный импульс к своим собственным специальным исследованиям в этом направлении». И Бэр приводит несколько характерных примеров такого непонимания, причем указывает, что правильно разобраться в описаниях Пандера не сумел даже Окен, который сам занимался эмбриологическими исследованиями.

В другом месте Бэр пишет: «Диссертация Пандера была мне, естественно, так же непонятна, как и другим. Поэтому я обратился в 1819 г. к собственным исследованиям и к работе Вольфа, которая при первом прочтении не дала мне никакого ясного представления об описанных процессах».**

* Поясним, что диссертация Пандера вышла в 1817 г. в двух изданиях: на латинском языке под названием «Dissertatio inauguralis sistens historiam metamorphoseos, quam ovum incubatum quinque diebus subit». Wiceburgii, 1817, — и на немецком языке под названием «Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eye». Würzburg, 1817, 4°, 42 стр. Немецкое издание вышло на несколько месяцев позднее латинского и было разослано автором дополнительно.

** Речь идет о работе Вольфа, напечатанной в издании Петербургской Академии Наук: «De formatione intestinarum etc.», т. XII, стр. 403—507; т. XIII, стр. 478—500. В 1812 г. Меккель издал немецкий перевод этой работы.

Из этих автобиографических указаний Бэра с полной ясностью вытекает, что именно работа Пандера привела Бэра на тот путь эмбриологических исследований, который оказался столь плодотворным для него самого и столь важным для мировой науки. Поэтому Бэр имел все основания посвятить свой основной эмбриологический труд своему земляку и другу.

Таким образом можно считать установленным, что Бэр стал заниматься эмбриологическими исследованиями на третий год своей самостоятельной научной работы, в 1819 г. Начал он, как и Пандер, с изучения развития куриного зародыша — первоначально с целью уяснить и проверить данные Пандера и Вольфа. Для получения насиженных яиц Бэр, как и Пандер, пользовался сперва инкубатором, но затем разочаровался в этом приборе и стал прибегать к помощи живых наседок. Дело в том, что инкубаторы того времени были весьма несовершенны и не имели приспособления для механической регуляции температуры. Керосиновых горелок в то время не знали, и нагревание производилось масляными лампами простого устройства; поэтому прибор требовал постоянного надзора, и, например, Пандер нанимал для этой цели особого сторожа. Бэр, который не располагал такими денежными средствами, как Пандер, и жил очень скромно, был вынужден следить за инкубатором самолично, что его крайне утомляло. В своей автобиографии он упоминает о «вредном влиянии работы с инкубатором на здоровье, так как здесь ни одну ночь не удается спокойно спать». Эти обстоятельства заставили Бэра отказаться от инкубатора и пользоваться услугами наседок. Но для живых кур нужны были помещение, уход и т. д. Содержание кур в достаточном количестве было возможно лишь при наличии собственного домашнего хозяйства, которым Бэр обзавелся лишь в 1819 г. после своей женитьбы.

Работа с живыми курами имела ту невыгоду, что была возможна лишь в летнее время, так как зимой птицы не садятся на яйца; поэтому в зимнее время он занимался другими

работами, например, анатомией некоторых животных, которых можно было добыть в Пруссии.

Летом он вскрывал насиженные яйца, изучая развитие зародыша под лупой и микроскопом, искусно распластывая эмбриона в воде при помощи тонких игл. Зимой он занимался чтением старой эмбриологической литературы, с интересом изучая соответствующие места у Аристотеля, Гарвея, Мальпиги, Сваммердама, которого ставил очень высоко, и Фабриция из Аквапенденте, который, наоборот, удивил его схоластичностью своих рассуждений, и т. д. Число вскрытых Бэром насиженных яиц достигло, по его подсчету, двух тысяч. Таким образом, за первые три-четыре года своей работы над развитием куриного зародыша Бэр накопил большой наблюдательный материал. Особенно подстрекнуло его открытие им ошибок в работе Пандера, которая вначале казалась безупречной. Пандер игнорировал образование первичной полоски, неверно объяснил закладку позвонков, ошибочно принял хорду за спинной мозг и т. д. Обобщающий ум Бэра не мог ограничиться простым описанием наблюдений, как это сделал Пандер, который намеренно воздержался от каких-либо теоретических выводов из своей работы. Бэр пытался осмыслить виденное и усмотреть здесь некоторые общие закономерности. Относящиеся сюда свои рассуждения он и назвал «схолиями», и «короллариями» и выделил их в особую часть своего сочинения.

Таким образом, Бэр начал с истории развития цыпленка, проследив с необычайной тщательностью все изменения от начала насиживания до вылупления. Этот материал и послужил для Бэра тем первоначальным фактическим фундаментом, на котором он стал строить свои теоретические выводы и обобщения. От зародыша цыпленка Бэр обратился к изучению эмбрионального развития других животных — амфибий, рептилий и млекопитающих. В своей автобиографии он таким образом рассказывает о дальнейшем ходе этих исследований: «Больше всего меня привлекала история развития млекопи-

тающих как со стороны развития самого эмбриона, так и со стороны образования яйца, от которого начинается это развитие. Несмотря на то, что мне удалось получить лишь небольшое число эмбрионов на самых ранних стадиях развития, я обнаружил у них столь значительное сходство с соответствующими стадиями развития цыпленка, что нельзя было сомневаться в наличии существенного сходства и в способах их развития. Что яйцевые оболочки и общая форма яиц млекопитающих* очень различны в разных семействах, это было уже давно известно. Но позднее ученые начали сводить эти различные формы к одной основной форме, в значительной мере совпадающей с оболочками более поздних эмбрионов курицы. Особенно остроумные сопоставления в этом отношении были сделаны Дютроше и Кювье. Это давало повод предполагать, что будут найдены еще большие сходства, если у этих животных, так же как и у цыпленка, проследить все стадии развития в обратном порядке, вплоть до самого начала процесса, не ограничиваясь отдельными ступенями развития, какие попадаются случайно. Этот путь я и испробовал — сначала на собаках. При этом я все ближе подходил к первоначальной форме и находил эмбрионы все более простого вида. Я заметил большое сходство эмбриона собаки с эмбрионом курицы по форме головы и всего тела, по характеру кишечного канала, который был замкнут лишь на переднем и заднем концах, в большей же части своего протяжения щелевидно переходил в желточный мешок. На еще более ранней ступени развития весь будущий эмбрион лежал в распластанном виде поверх желтка».

Таким образом, изучая тщательно процессы развития животных, Бэр установил поразительное сходство зародышей всех позвоночных на ранних стадиях развития, и в конце концов пришел к открытию эмбриональной формы, известной под именем бластулы, которую он характеризует

* Под словом «яйцо» Бэр подразумевает здесь плод, т. е. эмбриона с его оболочками, так как яйцевая клетка не была еще известна.

как «общую основную форму, из которой развиваются все животные не только по идее, но исторически» (см. стр. 320).

Интересно, что Бэр сперва не спешил выступать со своими эмбриологическими работами перед ученым миром. «В течение долгого времени, — пишет он в своих воспоминаниях, — я и не думал о печатании моих работ, так как хотел придать им некоторую законченность, причем ставил себе широкие цели, даже слишком широкие, как я потом должен был убедиться».

Появление основного эмбриологического труда Бэра «История развития животных» было ускорено обращением к Бэру проф. Бурдаха, который задумал издать большой сводный курс физиологии в шести томах и предложил Бэру принять участие в написании эмбриологического отдела. Об этом Бэр рассказывает в предисловии к своей книге (стр. 13—14). Это дало Бэру новый толчок оформить свою работу для печати, однако сотрудничество с Бурдахом оказалось неудачным, и Бэр предпочел выпустить свою работу отдельной книгой, которая и появилась в 1828 г., составив первый том его классического труда (ср. прим. 13).

Материал, обнимающий этот том, Бэр в общем прорабатывал в течение восьми лет (1819—1827). Он посвящен развитию цыпленка как основной формы, которую Бэр изучил особенно тщательно. Данные по истории развития других позвоночных вошли во второй том эмбриологического труда Бэра, за который он принялся тотчас же по сдаче в печать первого тома. Автор рассчитывал выпустить второй том вскоре же после первого. Этот том, действительно, начал печататься в августе 1829 г. в том же самом издательстве, что и первый том. Дело вначале пошло очень быстро, но затем замедлилось и постепенно растянулось на продолжительное время. Мы имеем свидетельство издателей, что ко второй половине 1834 г. было готово 38 печатных листов, т. е. почти весь объем второго тома. Тем не менее сочинение пролежало еще несколько лет

и вышло в свет только в 1837 г.* и то в неполном виде, без заключительной части.

Второй том отчасти повторяет содержание первого тома, но в другом плане (развитие куриного зародыша). Затем следуют главы, посвященные развитию рептилий, амфибий, млекопитающих и рыб. Второй том остался незаконченным, в нем отсутствует глава, посвященная развитию человеческого зародыша. Эта глава была найдена после смерти Бэра в 1876 г. в его бумагах и напечатана в 1888 г. отдельным изданием в виде дополнительной части ко второму тому.**

Причины такого замедления достоверно не известны. Вероятно, здесь имели место разные обстоятельства. С одной стороны, Бэр явно охладел к своим эмбриологическим работам, потому что они были холодно и даже недружелюбно приняты в Германии, о чем мы говорили выше при изложении биографии Бэра. С другой стороны, возвращение в Россию раскрыло перед Бэром более широкие и всеобъемлющие перспективы полевой научно-исследовательской работы.

Как бы то ни было, но даже в том не вполне законченном виде, в каком труд Бэра сделался достоянием науки, он сыграл роль фундамента, на котором построено здание современной эмбриологии. Качественно новым этапом развития эмбриологии после эпохи Бэра явились работы И. И. Мечникова и А. О. Ковалевского, которые явились основоположниками эволюционной сравнительной эмбриологии беспозвоночных.

1. Переходя к оценке тех важнейших идей, которые Бэр развил в своем классическом труде, отметим прежде всего, что ему принадлежит заслуга установления в эмбриологии намеченного еще Пандером учения о зародышевых слоях или листках, которое входит как существенная часть в современную

* Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg, 1837, стр. 1—315.

** Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Schlussheft. Herausgegeben von Prof. L. Stieda, Königsberg, 1888.

эмбриологию. Бэр различил у эмбрионов два основных первичных слоя, гомологичных во всем животном мире, из которых в дальнейшем образуются все органы, причем Бэр детально проследил судьбу каждого листка.

Для ясного уразумения описаний Бэра необходимо более подробно остановиться на его учении о зародышевых листках. Верхний слой или верхний листок он называет анимальным слоем, а нижний — пластическим, или вегетативным, слоем. Анимальный слой Бэра соответствует хотя и не вполне, серозному листку Пандера, и Бэр подразделяет его в свою очередь на два слоя: кожный слой и мясной, или мускульный, слой. Вегетативный слой, по Бэру, также состоит из двух листков — сосудистого и слизистого, которые отвечают листкам Пандера под такими же названиями. Яснее всего эта система изложена Бэром на стр. 78—79 нашего перевода. Позднее Ремак различил три слоя, из которых верхний, или чувствительный, отвечает кожному листку Бэра, средний, или двигательно-зачатковый, отвечает мускульному и сосудистому листкам Бэра и, наконец, нижний, или железисто-кишечный, отвечает слизистому листку Бэра и Пандера. Для наглядности эта довольно запутанная синонимика представлена нами ниже в виде схематической таблицы, где термины всех трех авторов сопоставлены.

По Бэру, кожный слой дает при дальнейшем развитии покровы, нервную систему и органы чувств; мускульный слой дает мышцы, кости и сосуды; сосудистый слой, или листок, дает мезентерии и сосуды и, наконец, слизистый листок образует кишечник. При дальнейшем развитии эти слои заворачиваются в трубки, которые являются, по Бэру, первичными, или фундаментальными, органами, из которых формируются затем окончательные органы. Таким образом, под фундаментальными органами Бэр понимает зачатки осевых органов (нервная трубка, хорда), а также кишечника и проч. В основе образования фундаментальных органов лежит перемещение основных слоев, которое приводит к образованию трубок.

Пандер (1817)	Бэр (1828)	Ремак (1855)
	А. Анимальная часть (Der animalische Theil)	
Серозный листок (Seroses Blatt)	1) Кожный слой (Hautschicht)	Верхний, или чувствительный (сенсорный), листок (Sensorielles Blatt)
	2) Мускульный слой (Fleischschicht)	Средний, или двигательно-зачатковый листок (Mittleres ober motorisch-germinatives Blatt)
	Б. Вегетативная или пластическая часть (Der plastische Theil)	
Сосудистый листок (Gefässblatt)	1) Сосудистый листок (Gefässblatt)	
Слизистый листок (Schleimblatt)	2) Слизистый листок (Schleimblatt)	Нижний, или железисто-кишечный, листок (Darmdrusenblatt)

Сами фундаментальные органы представляют собой такие трубки, которые после своего формирования претерпевают дальнейшую морфологическую и гистологическую дифференцировку. После образования фундаментальных органов зародыш в поперечном сечении напоминает, согласно Бэру, цифру 8. При этом Бэром даются подробные и наглядные схемы, поясняющие пути перемещения отдельных частей зародыша, приводящие к формированию трубок и образованию амниона.

Эти наблюдения и морфологические обобщения Бэра интересны прежде всего в том отношении, что ими устанавливаются основные способы формирования зачатков органов при эмбриогенезе, а именно — неравномерное разрастание листков, образование выпячиваний и складок и закономерные перемещения в пространстве эмбрионального материала. Эти морфологические обобщения Бэра явились большим успехом в развитии эмбриологии и, строго говоря, заложили основу современным представлениям о характере тех морфологических изменений, которые осуществляются в эмбриогенезе.

Однако ряд конкретных представлений Бэра о морфологических изменениях на ранних стадиях эмбрионального развития не соответствует современным данным. Детальное выяснение путей перемещения эмбрионального клеточного материала на ранних стадиях онтогенеза потребовало больших усилий эмбриологов не только XIX, но и XX вв. Лишь относительно недавно, после разработки метода витальной маркировки, в этом направлении удалось получить достаточно полные представления. На этом мы не будем останавливаться, так как ход эмбрионального развития цыпленка достаточно подробно описывается в имеющихся современных руководствах по эмбриологии.

Представления Бэра о механизме питания зародыша на ранних стадиях ошибочны (стр. 254—255). Согласно описанию Бэра, в центральной части желтка располагается питательное вещество, которое по каналу направляется вверх к зародышу, который и получает, таким образом, питание снизу. На самом деле в центральной части яйца птицы лежит так называемый «белый желток» (он отличается от «желтого желтка» несколько иным цветом, что зависит от размеров желточных пластинок). Он имеется также и под зародышем, причем оба эти скопления соединяются друг с другом. Это соединение Бэр и принимал за канал, по которому происходит передвижение питательного вещества. На самом деле никакого перемещения белого желтка к периферии не происходит, и питание зародыша осуществляется за счет подлежащих зародышевому диску участков желтка. Постепенно клеточный материал зародыша обрастает желток, который долгое время сохраняется в виде желточного мешка (ср. также прим. 24).

Подобного рода неточности и ошибки объясняются той примитивной техникой, которой пользовался Бэр при своих исследованиях. Но в целом его наблюдения над некоторыми сторонами развития поражают своей тонкостью и тщательностью. В частности, он, например, с удивительной точностью описывает развитие глаза из двух зачатков: с одной стороны,

из выроста передней части нервной трубки (глазная чаша), а с другой, — из эпителия головы (хрусталик) — в результате «метаморфоза кожи», по терминологии Бэра.

Сопоставляя взгляд Бэра на зародышевые листки с современным пониманием этого вопроса, можно видеть, что понятие о зародышевых листках со времен Бэра сильно изменилось и усложнилось. По словам проф. П. П. Иванова, новые данные привели к тому, что под понятием зародышевый листок надо разуметь не столько ту или иную форму его, которой Пандер и Бэр приписывали особое значение, но совершенно индивидуализированный и определенный комплекс тканей, отличающийся от тканей других листков гистологически.

Кожный слой Бэра отвечает, по современной терминологии, эктодерме, слизистый слой — энтодерме. Что же касается мезодермы, то в ее состав входят те образования, которые, по Бэру, принадлежат мускульному и сосудистому слоям, следовательно, относятся и к анимальной и к вегетативной частям Бэра. Таким образом, в состав мезодермы входят части разного происхождения, почему некоторые ученые высказывались впоследствии против существования мезодермы как самостоятельного слоя, равнозначного энтодерме и эктодерме.

Следует заметить, что, ввиду сложности вопроса и существующей в синонимике зародышевых листков исторически возникшей путаницы, не все позднейшие авторы правильно представляли себе, что именно Бэр понимал под зародышевыми листками. Так, например, Ю. А. Филипченко, комментируя свой перевод нескольких схолиев Бэра (1924), отожествлял анимальную часть с эктодермой, а пластическую часть — с энтодермой (стр. 127). Этого, безусловно, нельзя делать, так как эктодерме соответствует лишь верхний слой, или верхний листок бэровской анимальной части, а энтодерме соответствует не вся бэровская пластическая часть, а лишь самый нижний ее слой, который Бэр и Пандер называли слизистым листком. Подобные ошибки в понимании Бэра делали и другие исследователи, даже такой авторитетный ученый, как

Бишоф. Повидимому, правильнее всех понял Бэра талантливый ученик Иогеннеса Мюллера — Ремак (Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbelthiere. Berlin, 1855), который, кроме двух основных листков — эктодермы и энтодермы, ввел понятие о среднем листке, соответствующем мезодерме, назвав этот листок «двигательно-зачатковым» (motorisch-germinatives Blatt). Этот средний листок Ремака, повидимому, идентичен с мускульным и сосудистым листками Бэра (см. схему). Таким образом, едва ли правильно утверждать, что Бэр различал только два сосудистых листка: он, несомненно, видел и элементы третьего листка, т. е. мезодермы. «Лишь против желания, — пишет Бэр в своей автобиографии (1864), — с внутренним протестом я называл, согласно Пандеру, слой, лежащий между верхним и нижним слоями зародыша, сосудистым листком. Это наименование очень подходит к тому слою, который, примыкая к кишке, одевает кишечник и желточный мешок и является будущей брыжейкой. Но ведь из среднего слоя развивается и вся масса тела, почему этот слой можно было бы назвать мясным слоем (Fleischschickt)».

Надо заметить, что повод к этой путанице в понимании зародышевых листков подал отчасти и сам Бэр, потому что он в различным местах своего сочинения иногда несколько отступает от своей терминологии, притом выражаясь не всегда ясно, а в особенности потому, что между первым и вторым томами его труда, разделенными почти десятилетием, имеется некоторая неувязка. Бэр и сам говорит об этом, указывая в автобиографии, что его взгляды на развитие «потерпели некоторые изменения».

Бэр успел развить учение о зародышевых пластах лишь по отношению к эмбриологии позвоночных. Позднее Гексли пытался сравнивать кожный и кишечный слои медуз с зародышевыми листками позвоночных (1849). Однако последовательно применить учение о зародышевых листках к истории развития беспозвоночных удалось лишь позднее русским ученым — И. И. Мечникову и А. О. Ковалевскому.

Надо отметить, что и у Бэра имеются начальные попытки найти зародышевые листки у беспозвоночных. Попытки эти не получили у него дальнейшего развития.

Выяснив, таким образом, течение эмбриологических процессов, Бэр установил общее представление о характере онтогенеза. Он показал, что всякое новое образование возникает из более простой предшествующей основы, которая постепенно усложняется путем обособления более специальных частей. Отсюда и вытекает основное положение Бэра о том, что развитие идет от гомогенного общего к гетерогенному частному, или от менее дифференцированного и обособленного к более дифференцированному и обособленному.

2. Другое положение Бэра, которое легло в основу эмбриологии и носит название «закона развития Бэра», состоит в том, что зародыши никогда не проходят в своем развитии через форму другого взрослого организма, но сперва обнаруживают общие признаки того или иного типа, например, позвоночного, или червя, или моллюска, но какое это будет позвоночное или моллюск и т. д., — этого пока еще нельзя определить. Позднее наступают признаки класса, например, выясняется, что перед нами — птица, или рыба, или млекопитающее. Еще позднее появляются признаки отряда, семейства и т. д. Например, становится ясно, что мы имеем дело с хищным животным или с копытным животным и т. д. Таким образом, сначала появляются общие признаки, а затем выделяются постепенно более частные признаки. Следовательно, согласно Бэру, эмбрионы высших животных не проходят в своем онтогенезе стадий, соответствующих взрослым формам ниже стоящих животных. Отсюда вытекает и утверждение Бэра о том, что эмбрионы одной формы можно сравнивать с эмбрионами другой формы, но отнюдь не со взрослыми животными. Подвергая решительной, глубокой и остроумной критике (§ 2) взгляды Меккеля, Окена, Ратке и других одинаково мыслящих авторов, Бэр справедливо указывает на связь их представлений

с широко распространенной в XVII и XVIII вв. идеей «лестницы существ», принимавшейся многими старыми естествоиспытателями. Таким образом, на первый взгляд может показаться, что Бэр совершенно отрицательно отнесся к утверждению той закономерной связи между онтогенезом и филогенезом, которая была впоследствии формулирована под именем биогенетического закона. Вопрос однако обстоит сложнее.

Как известно, сам Дарвин, а вслед за ним Ф. Мюллер и Э. Геккель, принимали, что в развитии зародышей повторяются (рекапитулируют) признаки предков. Эта закономерность была сформулирована Геккелем под именем биогенетического закона. Геккель выразил его в следующих словах: «Онтогения есть повторение филогении», или несколько подробней: «Ряд форм, которые проходит индивидуальный организм во время своего развития от яйцеклетки до развитого состояния, есть короткое, сжатое повторение длинного ряда форм, который прошли животные предки того же организма или анцестральные формы его вида с древнейших времен так называемого органического творения до настоящего времени».*

Эта несколько громоздкая формулировка послужила основою для многочисленных исследований, которые развернулись вокруг проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. Во многих работах биогенетический закон нашел применение как метод филогенетического исследования. Изучение онтогенетических стадий развития различных организмов широчайшим образом применили (и часто совсем некритически) для построения филогенетических схем, начало чему положил и сам Геккель. Однако в конце XIX и в начале XX вв. появился ряд исследований, которые подвергли биогенетический закон критике. В некоторых из этих работ полностью отрицается его значение. Было указано, что в эмбриональном развитии наблюдается множество вторичных приспособлений (ценогенезов, по терминологии Геккеля), совершенно затем-

---

* E. Haeckel. Generelle Morphologie der Organismen. 1866.

няющих первоначальный ход развития, что происходят смещения в развитии отдельных систем органов как во времени (гетерохронии), так и в пространстве (гетеротопии); многие стадии онтогенеза вторично выпадают, что приводит к сокращению пути эмбрионального развития. Все это, по мнению ряда крупных зоологов и эмбриологов, делает биогенетический закон практически неприменимым для выводов филогенетического характера.

Новым этапом в разрешении проблемы соотношения онтогенеза явились исследования выдающегося русского ученого-дарвиниста акад. А. Н. Северцова и его школы. Северцов в своих исследованиях показал * большое значение работ Бэра и сделанных им обобщений о порядке появления признаков в онтогенезе (Северцов называет это обобщение законом Бэра). Остановимся лишь на самых важных сторонах учения Северцова, имеющих отношение к оценке взглядов Бэра. Северцов установил, что эволюционные изменения в их соотношении к онтогенезу могут происходить разными путями. В одних случаях филогенетические изменения происходят путем надставки стадий в конце онтогенеза. Происходит как бы удлинение онтогенеза. Этот способ Северцов называет «анаболией». Наряду с этим, возможен и фактически имеет место и другой тип филогенетических изменений, когда затрагиваются ранние стадии развития, и таким образом меняется весь ход онтогенеза с самых ранних стадий. Этот способ филогенетических изменений Северцов назвал «архаллаксисом». Кроме указанных выше двух способов, существуют и другие модусы филогенетических изменений, но на них мы не будем здесь останавливаться, отсылая читателя к указанной работе Северцова. В случае анаболии осуществляется рекапитуляция анцестральных признаков, таким образом, к анаболии приложима закономерность Мюллера—Геккеля. Но при этом способе эволюции справедливым оказывается и закон Бэра. Соотноше-

* А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. 1939. (Вышло новое издание в 1949 г.).

ние между этими закономерностями лучше всего выразить словами акад. Северцова: «Некоторые признаки резко изменяются в течение эволюции, и тогда онтогенез их удлиняется вследствие надставки конечных стадий; другие признаки в течение того же промежутка времени не изменяются совсем, и их онтогенетическое развитие не удлиняется; этим именно и обусловливается открытый К. Бэром закон онтогенетически раннего образования общих (древних, или филогенетически постоянных) признаков и онтогенетически позднего образования менее общих (филогенетически новых, или анаболически измененных) признаков. Мы видим, таким образом, что закон К. Бэра является необходимым следствием теории анаболии. Итак, результатом эволюции, происходящей путем надставки конечных стадий морфогенеза, является, с одной стороны, факт рекапитуляции исчезнувших анцестральных признаков (Ф. Мюллер), а с другой, — факт закономерной последовательности развития признаков взрослых животных (К. Бэр). Оба эти факта объясняются одной и той же теорией анаболии».*

В другом месте Северцов еще отчетливее подчеркивает соотношение законов Бэра и Мюллера—Геккеля следующими словами: «Закон К. Бэра показывает нам, в какой последовательности закладываются сохранившиеся по сию пору у взрослого животного признаки его предков; наоборот, закон рекапитуляции показывает нам, в какой последовательности закладываются анцестральные признаки, некогда существовавшие у взрослых предков данного животного и замещенные у него другими признаками».** В тех случаях, когда филогенетические изменения осуществляются по способу архаллаксиса, изменение онтогенеза происходит на ранних стадиях, и рекапитуляция не имеет места. Неприложимым, очевидно, в данном случае является и закон Бэра.

* А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. 1939, стр. 503.

** А. Н. Северцов, ук. соч., стр. 499.

Работы акад. Северцова явились, таким образом, новым этапом в разрешении важнейшей проблемы органической эволюции: соотношения онтогенеза и филогенеза. Вместе с тем они позволяют оценить с дарвиновских позиций, какое большое значение для науки имели закономерности, установленные Бэром. Для эмбриологии — и именно для эволюционной эмбриологии — значение работ Бэра чрезвычайно велико.

3. В области сравнительной морфологии основной заслугой Бэра является установление им, независимо от Кювье, учения о типах животного царства, которое он в отличие от Кювье обосновал на эмбриологическом материале. По взгляду Бэра, тип животного вполне познается лишь на основании истории его развития. Бэр установил четыре типа животного мира: 1) тип лучистый, или периферический, 2) тип удлиненный, 3) тип массивный, 4) тип позвоночный. Само собою разумеется, что со времен Бэра теория типов успела во многом измениться, и они потеряли характер замкнутых групп. Но обоснование самого понятия о типе остается исторической заслугой Бэра.

Учение о типах сыграло в развитии зоологии очень большую роль. Оно было разработано и обосновано, с одной стороны, Кювье, а с другой, — Бэром. Хотя хронологически формулировку понятия типа Кювье дал раньше, чем Бэр (в 1812 г. и более подробно в 1817 г.),* но знакомство с работами того и другого с очевидностью показывают, что к представлению о типе они пришли совершенно независимо друг от друга. Бэр утверждает даже, что он пришел к идее о типах до 1817 г., т. е. до появления классической работы Кювье.** Однако обоснование теории типов у Кювье и у Бэра существенно отличаются друг от друга, хотя и тот и другой устанавливают те же четыре типа.

Кювье, обосновывая разделение животного царства на четыре типа, исходит из сравнительно-анатомических данных,

* В классическом труде «Le régne animal distribué d'aprés son organisation» etc. (vol. I. Paris, 1817, стр. 55—62).

** Ср. стр. 11 настоящей книги.

и особое значение приписывает строению нервной системы. Бэр обосновывает понятие типа общностью плана расположения органов взрослого животного, а также особенностями его эмбрионального развития. Привлечение эмбриологического критерия — характерная черта для характеристики понятия типа со стороны Бэра. В соответствии с четырьмя типами животного царства он устанавливает четыре основных плана эмбрионального развития (в четвертом королларии к пятому схолию, стр. 364) и выдвигает следующее положение: «План развития есть не что иное, как становящийся тип, и тип есть результат плана развития. Именно поэтому тип можно познать в полноте только из его способа развития» (стр. 362). Таким путем Бэр вводит эмбриологический критерий при установлении основных категорий системы животного царства. Этот синтез эмбриологического и сравнительно-анатомического методов следует расценивать как крупнейший вклад в науку со стороны Бэра.

Самое понятие о типе в эпоху своего возникновения существенно отличалось от наших современных представлений. Кювье стоял на точке зрения неизменяемости видов и был представителем метафизического мировоззрения. Для него все систематические категории — от вида и до типа — представлялись неизменными и застывшими. Он решительно выступил против идеи эволюции органического мира и резко отрицательно относился к теории Ламарка (1809) — первой теории органической эволюции. Позиция Бэра в этих вопросах была существенно иной, чем позиция Кювье; Бэр допускал изменяемость видов: в молодости — в виде всеобщей органической эволюции от простейшего до человека, позднее — в более ограниченных пределах, внутри типа или класса.

На прогрессивное значение в истории науки взглядов Бэра на изменяемость видов указал еще Ф. Энгельс. Во «Введении» к «Диалектике природы» Энгельс писал: «Характерно, что почти одновременно с нападением Канта на учение о вечности солнечной системы К. Вольф произвел в 1759 г. первое

нападение на теорию постоянства видов, провозгласив учение об их развитии. Но то, что было у него только гениальным предвосхищением, то приняло более конкретные формы у Окена, Ламарка, Бэра и было победоносно проведено в науке ровно сто лет спустя, в 1859 г., Дарвином».* В этих словах Энгельс указывает на прогрессивный характер и большое положительное значение работ двух русских академиков — К. Ф. Вольфа и К. М. Бэра. Имя последнего Энгельс ставит наряду с именем Ламарка.

После появления теории Дарвина и ее утверждения в науке понятие типа не потеряло значения. Но в свете теории развития типы не представляются чем-то замкнутым и неизменным. Первоначальные представления о типе изменились в том отношении, что число типов в современной зоологии принимается значительно большее, чем четыре. Границы между типами оказались не столь резкими; были открыты некоторые организмы, занимающие в системе как бы промежуточное положение между типами (к числу их относятся, например, Coeloplana, Peripatus и некоторые другие).

4. В четвертом королларии к пятому схолию Бэр выдвигает две большой принципиальной важности проблемы: об основных планах развития и о значении эмбриологии для построения системы животного царства. Рассмотрение первой из указанных проблем Бэр начинает с обсуждения различий в развитии между растениями и животными. Он совершенно правильно и очень четко и метко указывает на одно из основных морфологических различий: в то время как развитие растений состоит «в идущем вперед развертывании во вне», онтогенез животных сопровождается заворачиванием вовнутрь первых пластинок, их срастанием и образованием полостей. Но основное значение и интерес четвертого короллария заключается в установлении основных планов развития животных, которых Бэр, в соответствии с числом типов, насчитывает

* К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. XIV, стр. 483—484.

четыре. При этом основной принципиальной установкой Бэра является признание ведущего значения эмбриологического критерия в установлении типа: «План развития есть не что иное, как становящийся тип, и тип есть результат плана развития» (стр. 362).

Сравнительный анализ Бэра в указанном аспекте известного ему эмбриологического материала по развитию разных групп животного мира позволяет нам видеть в его лице предвозвестника того важного направления в эмбриологии, которое в дальнейшем тесно сочеталось с дарвинизмом. Мы имеем в виду сравнительную эмбриологию. Подлинными основателями сравнительной эмбриологии были крупнейшие русские биологи-дарвинисты второй половины XIX в. — Александр Ковалевский (1840—1901) и Илья Мечников (1845—1916).

Выводы Бэра в этой части представляют сейчас лишь большой исторический интерес, но во многом не соответствуют современным эмбриологическим фактам и представлениям. Нельзя забывать и того обстоятельства, что в период исследований Бэра в биологии еще не утвердилась клеточная теория, что также препятствовало широким сравнительным обобщениям. Наконец, установленные Кювье и Бэром четыре типа во многом еще не соответствовали естественной группировке.

Если обратиться к той характеристике четырех типов развития, которую дает Бэр (evolutio bigemina, или двусимметричное развитие позвоночных; evolutio gemina, или симметричное развитие членистых; evolutio radiata, или лучеобразное развитие радиальных, и evolutio contorta, или завитая форма развития моллюсков), то можно видеть, что более или менее полной является лишь характеристика развития позвоночных, которая основывается на углубленных исследованиях самого Бэра. В отношении evolutio gemina (animalia articulata) Бэр приводит ряд правильных наблюдений над изменением главным образом внешней формы зародыша (у водяного ослика *Oniscus aquaticus* L. = *Asellus aquaticus*) и отмечает как одно из основных отличий от evolutio bigemina позвоночных —

отсутствие образования на спинной стороне нервной трубки. Наименее полной является характеристика Бэром evolutio contorta и evolutio radiata. Здесь дается описание лишь некоторых внешних изменений зародыша и совсем не вскрываются происходящие при этом внутренние процессы. Нельзя не отметить, что Бэр, лично изучавший развитие улиток, очень точно подметил внешние изменения тела зародыша и дает подробное описание этого процесса. Отметим еще раз, что сравнительное изучение развития беспозвоночных было сильно затруднено и тем обстоятельством, что оставались неизвестными начальные стадии онтогенеза — процесс дробления.

Что касается второго положения, которое Бэр выдвигает в четвертом короллярии: об эмбриологии как основе системы животного мира, то оно явилось важным и прогрессивным явлением в истории зоологии. Позднее различные ученые отводили эмбриологии в построении системы животного мира различное место, наряду со сравнительно-морфологическим критерием. В середине и во второй половине XIX в. появилось несколько систем, построенных в основном или исключительно на эмбриологическом принципе, как это и предлагал Бэр. К числу этих «эмбриологических систем» относится система, предложенная в 1844 г. Келликером (Kölliker), а также более поздняя (1874) система Гексли (Hexley). Построение системы исключительно на эмбриологическом принципе было, несомненно, односторонним. Чисто эмбриологические системы не удержались в зоологии. Однако эмбриологический критерий при построении системы, наряду со сравнительно-анатомическим, палеонтологическим и другими, прочно вошел в современную науку. Такие подразделения в системе животных, как Diploblastica и Triploblastica (двуслойные и трехслойные), Protostomia и Deuterostomia (первичноротые и вторичноротые), основывающиеся на эмбриологическом принципе, являются неотъемлемой частью современной системы животного мира. В этом отношении очень велико значение работ Бэра,

впервые применившего эмбриологический критерий в систематике и обосновавшего его значение.

5. В историческом аспекте значительный интерес представляет вопрос об отношении Бэра к так называемым преформации и эпигенезу — теориям, борьба между которыми составляет характерную черту в развитии эмбриологии в XVIII и первой половине XIX в. Преформисты отрицали у зародыша наличие развития и рассматривали эмбриогенез как процесс роста. Организация, характерная для данного вида, согласно воззрению преформистов, существует с самого начала. Во время эмбрионального развития ничего не образуется заново, а структуры лишь увеличиваются в размерах. Среди сторонников преформизма наметилось два течения. Большинство их утверждало, что зародыш «предсуществует» в яйце (овулисты); другие же считали, что миниатюрным зародышем является семенное тельце, внедряющееся в яйцо и растущее в нем (анималькулисты). Наиболее выдающимися представителями преформистов-овулистов были Сваммердам (1637—1680), Мальпиги (1628—1694), Бонне (1720—1793), Галлер (1708—1777). К анималькулистам принадлежал знаменитый микроскопист Левенгук (1632—1723) и некоторые другие ученые. Сходную точку зрения поддерживал известный философ-идеалист Лейбниц (1632—1723). Преформизм в эмбриологии представляет собой выражение характерного для естествознания XVII—XVIII вв. метафизического мышления о неизменности природы и является течением реакционного характера. Ф. Энгельс в «Анти-Дюринге» характеризует сущность метафизики: «Для метафизика вещи и их мысленные отображения, т. е. понятия, суть отдельные неизменные, застывшие, раз навсегда данные предметы, подлежащие исследованию один после другого и один независимо от другого».* Развитие реакционных преформистских взглядов привело к весьма странной точке зрения — «теории вложения». Отрицая развитие и допуская

* Ф. Энгельс. Анти-Дюринг. Огиз, 1948, стр. 21.

лишь рост зародыша, естественно ставили вопрос: откуда же берутся следующие друг за другом поколения? Многие преформисты решали эту проблему путем допущения, что следующие друг за другом поколения вложены одно в другое. Один из наиболее ярких представителей преформизма, Сваммердам, писал по этому поводу: «В природе нет зарождения, но только размножение, рост частей. Следовательно, первородный грех объясним, ибо все человечество было заключено в чреслах Адама и Евы. Когда иссякнет запас яиц, человеческий род прекратит свое существование».*

Однако на заре эмбриологии получило начало и другое направление, известное под именем «эпигенеза». Одним из первых представителей его был великий физиолог XVII в., с именем которого связано открытие кровообращения, Вильям Гарвей (1578—1657). В книге «De Generatione animalium», опубликованной в 1651 г., излагаются многолетние наблюдения Гарвея над строением половых органов млекопитающих и птиц и над их эмбриональным развитием. Кроме богатейшего фактического материала, это замечательное сочинение содержит изложение теоретических взглядов Гарвея. В отличие от преформистов, Гарвей рассматривает онтогенез как подлинное развитие, новообразование частей зародыша в яйце. При этом Гарвей впервые рассматривает проблему не только морфологически, но и с физиологической точки зрения, обсуждая вопрос о путях питания развивающегося зародыша, об относительной роли в этом белка и желтка, о функции органов кровообращения у эмбриона и т. п. Гарвею принадлежит знаменитое изречение: «Omne vivum ex ovo» (все живое — из яйца).

Эпигенетические воззрения в области эмбриологии представляли собой, несомненно, прогрессивное течение, направленное против метафизического мировоззрения. Однако особенно

---

* Цитируется по книге: Джозеф Нидхем. История эмбриологии. Гос. Изд. иностр. литер., М., 1947, стр. 196.

в лице своих ранних представителей эпигенез носил ясно выраженный виталистический (идеалистический) характер. Причиною эмбрионального развития, определявшей его направленность, считалось нематериальное начало — жизненная сила. Подобный идеалистический характер носили и взгляды Гарвея.

Вильям Гарвей был лишь предвестником эпигенеза. Подлинным основателем этого течения явился русский академик Каспар Вольф (1733—1794), проработавщий в стенах Российской Академии Наук 27 лет и умерший в Петербурге в 1794 г. Научное наследство Вольфа чрезвычайно велико и многообразно. Он был одним из крупнейших предшественников великого Дарвина и стоял на позициях изменяемости видов. Особенно велико значение Вольфа как эмбриолога, нанесшего сильнейший удар преформизму и давшего классическое исследование по развитию цыпленка в яйце. Основною мыслью Вольфа является представление о том, что развитие совершается постепенно, от простого к сложному. Такое развитие Вольф называл эпигенезом. В отличие от работ других эпигенетиков и, в частности, Гарвея, Вольф пытался дать факторам эмбриогенеза естественно-научное объяснение, не удовлетворяясь ссылкою на нематериальные силы. В частности, он пишет о притягивающих и отталкивающих силах при онтогенезе как причинах изменений зародыша, не вкладывая, однако, в эти термины идеалистического представления о «жизненной силе». Но, разумеется, вопрос о факторах эмбриогенеза, представляющий одну из сложнейших проблем современной биологии, не мог быть разработан Вольфом сколько-нибудь полно*.

Бэру были хорошо известны сочинения Вольфа. Он не ограничился ознакомлением с его печатными работами, но изучал и богатое рукописное наследство Вольфа, оставшееся после его смерти. Едва ли можно сомневаться в том, что идеи Вольфа

* О работах К. Ф. Вольфа см. подробнее: Б. Е. Райков. Очерки по истории эволюционной идеи в России до Дарвина, т. I. 1947, стр. 46—95.

оказали влияние на Бэра. Внутренняя идейная связь этих двух русских академиков. крупнейших ученых, основателей эмбриологии, не подлежит сомнению. Было бы, однако, неправильным рассматривать Бэра как «чистого эпигенетика». Он относился отрицательно к представлению о новообразованиях при онтогенезе и считал этот взгляд ошибочным. В III схолии (см. стр. 229) Бэр пишет: «Не существует нигде новообразования, а лишь преобразование». Но «преобразование» Бэр понимал отнюдь не в духе преформизма, а рассматривал его как подлинное развитие, с глубокими качественными преобразованиями от более простого и недифференцированного к более сложному и дифференцированному. Таким образом, Бэр занял как бы среднее положение между преформизмом и эпигенезом, но он стоит гораздо ближе к эпигенезу, чем к преформизму. Его положение, что «все единичное вначале содержится в общем» (схол. III, стр. 229), ближе к истине, чем «чистый эпигенез». Развитие каждого яйца определяется историей организма, взаимодействующей с факторами внешней среды и включающей их в свое развитие; поэтому онтогенез, конечно, не является чистым «новообразованием».

Было бы ошибочно думать, что идеи преформизма и их метафизическая основа представляют собой только далекое историческое прошлое и не имеют отношения к биологии второй половины XIX в. и к современной науке. В иной форме представление о преформированности развития с его идеалистической, метафизической основой мы можем найти в гораздо более позднее время. Идейным продолжателем преформистов во второй половине XIX в. явился немецкий зоолог Август Вейсман (1834—1914). Согласно Вейсману, в половых клетках организмов (в хромозомах) имеется набор «детерминантов», полностью определяющих все свойства развивающейся особи. Каждому признаку соответствует свой «детерминант», передающийся через зародышевую плазму половых клеток из поколения в поколение. Очевидно, что в своей теоретической основе учение о «зародышевой плазме» Вейсмана мало чем отличается

от метафизической «теории вложения» преформистов XVII—XVIII вв. Дальнейшим развитием реакционного вейсманизма является современная формальная генетика, в которой представление о «гене» как о зачатке признака немногим отличается от детерминантов Вейсмана.

Мичуринское учение, получившее в нашей стране такое плодотворное развитие, ясно показало всю ложность этих представлений, не имеющих ничего общего с наукой.

6. Помимо общетеоретического значения эмбриологических изысканий Бэра, они представляют собой обширный арсенал весьма точно и тщательно проведенных фактических наблюдений, среди которых имеется ряд важных открытий. Так, Бэр нашел у зародышей позвоночных спинную струну, или хорду, которую Пандер ошибочно принял за спинной мозг. После того как Ратке описал жаберные щели у зародышей птиц, Бэр установил присутствие подобных же образований в других классах позвоночных. Крупнейшей заслугой Бэра является открытие им яйца млекопитающих. До Бэра за яйцо принимали весь граафов пузырек. Виднейший физиолог XVIII в. Галлер[41] думал, что яйцо образуется из свернувшейся в матке густой слизистой жидкости. Некоторые исследователи хотя и видели яйца млекопитающих, но не сумели разобраться в виденном. Бэр вполне точно уяснил, что яйцо образуется в граафовом пузырьке, а затем проникает в полость матки, где прикрепляется и подвергается дальнейшему развитию. В своей автобиографии Бэр очень живописно описывает, как он пришел к своему блестящему открытию. Приведем этот рассказ в его собственном изложении.

«В 1826 году я неоднократно находил в рогах матки и даже в яйцеводах мелкие прозрачные яйца в 0.5—1.5 линии в поперечнике, какими их видели Прево и Дюма. Весной же 1827 года я наблюдал в яйцеводах яйца значительно меньших размеров, притом менее прозрачные и потому более заметные. Я не сомневался, что это тоже яйца, так как представилось вероятным, что желточная масса и у млекопитающих первоначально

бывает прозрачная. В апреле или в самом начале мая того же года я говорил Бурдаху, что теперь я не могу уже более сомневаться, что яйца млекопитающих выходят из яичника готовыми, и что мне очень хотелось бы заполучить суку, которая спаривалась несколько дней тому назад. Случайно в доме Бурдаха была такая собака, которая давно уже жила у него. Она была принесена в жертву науке. Когда я вскрыл ее, то нашел несколько лопнувших граафовых пузырьков и ни одного близкого к разрыву. Но когда я, удрученный тем, что моя надежда снова не оправдалась, рассматривал яичник, я заметил желтое пятнышко в одном пузырьке, затем в нескольких других, даже у многих, но притом всегда лишь одно пятнышко. „Странно, — подумал я, — что бы это могло быть?“. Я вскрыл пузырек и, осторожно извлекши пятнышко ножом, поместил его на заполненное водой часовое стеклышко, чтобы рассмотреть под микроскопом. Но как только я взглянул в него, я отпрянул назад, словно пораженный молнией, так как я ясно увидел очень маленький, резко выраженный желточный шарик. Я должен был прийти в себя, прежде чем набрался мужества снова заглянуть туда, так как я боялся, не обманул ли меня какой-нибудь фантом. Кажется странным, что зрелище, которого ожидаешь и страстно желаешь, может испугать, когда оно появляется перед тобой. Во всяком случае здесь было и нечто неожиданное. Я не представлял себе, чтобы содержимое яйца млекопитающих было бы так похоже на желток птичьего яйца. Так как я применил простой микроскоп с тройной линзой, то увеличение было умеренное, и желтая окраска была заметной; при более же сильном увеличении и при освещении снизу она кажется черной. Что меня испугало, так это то, что я увидел перед собой резко очерченный, окруженный толстой оболочкой, правильной формы шарик, который отличался от птичьего желтка лишь наличием плотной, несколько отстоящей наружной оболочки. . . Итак, первичное яйцо собаки было найдено, — продолжает Бэр свой рассказ, — само собою разумеется, что я стал искать

яйцо и у других млекопитающих, а также у женщины. В этом случае яйцо оказалось более белого цвета, иногда с желтоватым оттенком, но я лишь очень редко мог распознать его снаружи, без вскрытия граафовых пузырьков и без помощи микроскопа. . . Таким образом, яйцо млекопитающих является по сути дела желточным шаром, как и птичье яйцо, но только гораздо меньшего размера».

Из приведенного нами сжатого очерка научной деятельности Бэра видно, какую выдающуюся творческую роль сыграл он в деле основания и развития современной эмбриологии. Как ученый он равно велик и в сфере точного наблюдения и описания, и в сфере построения теоретических основ науки. Подобное сочетание встречается редко и служит верным признаком гениальности.

Труды Бэра, как и сочинения других корифеев естественнонаучной мысли, не теряют своего образовательного и воспитательного значения, даже через большие промежутки времени, и должны изучаться, — конечно, в определенном историческом аспекте, — всеми лицами, серьезно интересующимися биологией.

Б. Е. Райков.

ПРИМЕЧАНИЯ К ПЕРВОЙ ЧАСТИ



1 Труд Бэра посвящен русскому академику Христиану Ивановичу Пандеру (1794—1865), сверстнику Бэра и его товарищу по университету, известному эмбриологу, анатому и палеонтологу. Пандер родился в Риге, где окончил гимназию, в 1812 г. поступил в Дерптский университет, где учился совместно с Бэром, а затем продолжал свое образование за границей. Находясь в Вюрцбурге, Пандер начал работать по эмбриологии курицы и закончил свой труд с блестящим успехом, явившись в эмбриологии продолжателем академика Вольфа. Работа эта вышла в 1817 г. на латинском и немецком языках. Затем Пандер объехал в течение десяти лет главные анатомические и зоологические музеи Европы, собрав обширный материал по сравнительной остеологии, плодом чего явилось сочинение в 14 выпусках с атласом под названием «Vergleichende Osteologie» (1821—1831). В 1823 г. Пандер был избран академиком Петербургской Академии Наук, где работал до 1827 г. Позднее Пандер занялся палеонтологией и сделал очень ценный вклад в эту науку, опубликовав ряд работ по изучению силурийских и девонских рыб. Бэр очень высоко ставил Пандера как ученого и человека и после его смерти писал: «Наука лишилась человека, который был ей предан искренно и так верно, как это весьма редко бывает».

Следует отметить, что современная эмбриология на первом этапе ее развития почти целиком создана трудами ученых, работавших в нашей стране, — петербургскими академиками Вольфом, Пандером и в особенности Бэром. В после-дарвиновский период наиболее крупную роль в развитии эмбриологии сыграли русские ученые А. О. Ковалевский и И. И. Мечников, чрезвычайно обогатившие эмбриологию беспозвоночных. А. О. Ковалевский, которого можно считать основателем сравнительной эмбриологии, своими блестящими исследованиями прославленной глубины и точности установил на основании эмбриологических данных единство происхождения всего животного мира и тем внес крупнейший

вклад в развитие эволюционной теории. Проф. В. А. Догель с полным основанием предлагает назвать весь период развития эмбриологии с 1865 по 1890 гг. русским периодом.* Эволюционная эмбриология последних десятилетий также в значительной мере обязана трудам наших ученых — А. Н. Северцова, Д. П. Филатова, П. П. Иванова и др.

[2] Не называя имен, Бэр говорит здесь о трех лицах, которые принимали участие в работе Пандера по развитию куриного зародыша: «поседевший в научных исследованиях ветеран» — это профессор Вюрцбургского университета Игнатий Дёллингер, под руководством и по инициативе которого Пандер провел свою работу, «несравненный художник» — это д'Альтон, который рисовал рисунки по препаратам Пандера и, наконец, «одушевленный любовью к знаниям юноша» — это, конечно, сам Пандер.

[3] Дёллингер Игнатий-Иосиф (1770—1841) — профессор Вюрцбургского университета. Бэр занимался под руководством Дёллингера в Вюрцбурге в 1816—1817 гг.

[4] Бэр здесь бегло упоминает об обстоятельствах, при которых Пандер начал свою работу по эмбриологии курицы, указывая на свою роль в этом деле. Поясним, что в 1816 г. Бэр встретился со своим земляком и товарищем по Дерптскому университету Пандером на студенческом съезде в Иене, и, разговорившись с ним о своих занятиях по сравнительной анатомии, горячо порекомендовал Пандеру ехать в Вюрцбург к профессору Дёллингеру, преподаванием которого Бэр был весьма доволен. Пандер последовал этому хорошему совету и взял предложенную Дёллингером тему: «Изучить развитие куриного зародыша в течение первых пяти дней с начала насиживания». Бэр играл в этом деле роль посредника между Пандером и Дёллингером, так как последний затруднялся обратиться к Пандеру непосредственно в связи с тем, что эта работа требовала больших материальных затрат со стороны ученика. Бэр напоминает, что это дело сладилось во время пешеходной прогулки, которую Дёллингер предпринял летом 1817 г. со своими учениками, причем целью прогулки было посещение известного ученого ботаника Нееса фон-Эзенбека, жившего тогда в своей усадьбе в местечке Зиккерсгаузен, недалеко от Вюрцбурга. Бэр присутствовал и при начале работы Пандера и принимал в ней живое участие, но, видя, что дело затягивается и требует большой затраты времени, уехал из Вюрцбурга в Кёнигсберг, где получил должность прозектора при кафедре анатомии.

[5] Это важное указание Бэра говорит нам, что он начал свои работы по эмбриологии под влиянием интереса, пробужденного в нем исследова-

---

* В. А. Догель. А. О. Ковалевский. Изд. Академии Наук СССР, 1945, стр. 136.

нием Пандера, причем вначале он просто хотел проверить его взгляды. Но затем, увлекшись этой областью, он посвятил ей более десяти лет и достиг выдающихся результатов. Напротив, Пандер после блестящего начала вскоре отошел от эмбриологии, занявшись сравнительной остеологией, а позднее — палеонтологией, где тоже создал себе большое научное имя.

[6] Бэр говорит о печатной работе Пандера «Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eye» (Würzburg, 1817), где Пандер изложил результаты своих исследований. «Не названный вначале по имени друг» — это сам Бэр.

[7] Бэр подразумевает здесь мнение Пандера, что процесс образования эмбриона начинается появлением на поверхности зародышевого диска двух параллельных складок, которые Пандер назвал первичными складками. Это наблюдение Пандера оказалось неточным, что Бэр и отметил в соответствующем месте своего сочинения (см. стр. 40).

[8] Рудольфи, Карл (Rudolfi) (1771—1832), врач, зоолог и физиолог. Был профессором анатомии в Берлине. Известен как сравнительный анатом и гельминтолог.

[9] Бэр упоминает здесь о своей работе, посвященной классификации животных, которую он начал в 1820 г. печатать, будучи прозектором в Кёнигсберге. Однако он прервал печатание на четвертом листе — отчасти по материальным причинам, так как издавал работу за своей личный счет, отчасти же из опасения за высказанные там довольно смелые воззрения в эволюционном духе. Повидимому, он дарил отпечатанные листы своим знакомым, как, например, Пандеру, но листы эти, однако, не сохранились. В архиве Академии Наук СССР Б. Е. Райков обнаружил в 1938 г. рукопись первых глав этого сочинения, по которым можно судить о его содержании.

[10] Темная полоска, о которой Бэр говорит, что он не сразу разобрался, что это такое, и первоначально принял ее, как и Пандер, за спинной мозг, — есть спинная струна, или хорда, просвечивающая по средней линии вдоль спинных складок или пластинок до их смыкания.

[11] Отвлекающие моменты, о которых говорит Бэр, это прежде всего его интенсивная работа в 1821—1822 гг. по организации преподавания зоологии и зоологического музея, после того как Бэр был назначен профессором зоологии Кёнигсбергского университета на место своего предшественника — профессора Швейггера, трагически погибшего во время путешествия. В своей автобиографии Бэр подробно описывает, как ему удалось создать за эти годы буквально на пустом месте отличный зоологический музей и какую борьбу ему пришлось вести, чтобы преодолеть различные препятствия, мешавшие этому делу.

[12] Бурдах, Карл (1776—1847) — профессор анатомии и физиологии Кёнигсбергского университета, который пригласил сюда Бэра и был руководителем его первых шагов на академическом поприще, был учителем Бэра по дерптскому университету, где Бурдах был одно время профессором. Из слов Бэра видно, что кроме Пандера Бурдах был вторым лицом, давшим ему импульс для занятий эмбриологией. Сочинение, к участию в котором Бурдах пригласил молодого ученого, называлось «Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft» и было рассчитано на шесть томов при участии ряда сотрудников. Бурдах действительно осуществил это предприятие, над которым работал 15 лет. Первый том «Физиологии» вышел в 1826 г., а последний — в 1840 г. Бэр принимал участие в редактировании первого тома, а во втором томе, который вышел в 1828 г., он поместил свои материалы о развитии лягушки и куриного зародыша. Бурдах играл весьма значительную роль в жизни Бэра. Отношениям с Бурдахом Бэр посвящает немало страниц своей автобиографии.

Бурдах был сыном врача, окончил в 1797 г. университет в Лейпциге. Первоначально он занимался историей медицины, читая в Лейпциге приват-доцентский курс. В 1811 г. он принял предложение поехать в Россию и занять в Дерпте кафедру анатомии и физиологии человека. В Дерпте он пробыл три года и уехал обратно в Германию в феврале 1814 г. на почве конфликта с профессорами Дерптского университета, с которыми не сошелся во взглядах. Бурдах был приверженцем натурфилософии и не удовлетворялся фактическими знаниями, стремясь всюду отыскивать общие закономерности. В натурфилософии он особенно ценил закон развития и закон полярного взаимодействия противоположностей. Из специальных работ Бурдаха надо отметить изучение форм капилляров, структуры частей головного и спинного мозга. В области физиологии известны его работы о сердечном толчке, о функции пятой и шестой пары головных нервов и проч. Именем Бурдаха названы пучки нервных волокон, проходящих в задних столбах спинного мозга (пучки Бурдаха).

[13] Бэр рассказывает здесь историю своей размолвки с Бурдахом, в результате чего Бэр выпустил в 1828 г. свой труд по эмбриологии отдельной книгой, в то время как почти тот же текст был напечатан в качестве составной части «Физиологии» Бурдаха. Бэр сделал этот шаг без ведома Бурдаха, будучи недоволен его редакторской правкой, которая была недостаточно согласована с желаниями Бэра. Бурдах был очень обижен этим поступком Бэра, что повело к охлаждению дружественных отношений между обоими учеными.

[14] О терминологии Бэра см. примечание 20 на стр. 444 и стр. 418—422.

[15] Окен, Лоренц (1779—1851) — зоолог, известный натурфилософ, профессор университета в Иене. Своеобразная фигура в естественно-

научной жизни Европы в первой половине XIX в. Несмотря на свои натурфилософские увлечения, Окен сделал ряд выдающихся открытий в области зоологии и ввел в научный обиход ряд плодотворных идей. Он был горячим сторонником трансформизма и считал процесс развития мировым законом. Энгельс говорит об Окене: «Окен — первый выдвинувший в Германии теорию развития».* В предисловии к «Диалектике природы» Энгельс ставит имя Окена рядом с именами Ламарка и Бэра.**

В 1818 г. Окен основал замечательную для своего времени газету «Isis», которую издавал почти четверть века. В этой газете наряду с естественно-научными статьями печатались статьи философского и общественного характера. Этот живой и остроумный орган был очень популярен в прогрессивных научных кругах, не раз подвергался гонениям и запрещениям со стороны цензуры за свободомыслие и даже стоил Окену его профессорской кафедры, с которой он был удален. Философские взгляды Окена изложены в его книге «Lehrbuch der Naturphilosophie» (Иена, 1809—1811). Его зоологическая система воспроизведена в обширном сочинении в 13 томах «Allgemeine Naturgeschichte für alle Stände» (Штуттгардт, 1838—1845).

16 Бэр имеет в виду исследования Окена над развитием зародышей млекопитающих, сделанные им совместно с Кизером. (Oken und Kiser. Beiträge zur vergleichenden Zoologie, Anatomie und Psychologie. Bamberg und Würzburg, 1806).

17 Здесь замечательно указание Бэра, что второй том его сочинения должен появиться через несколько недель после первого. Следовательно, второй том «Истории развития животных» в 1828 г. был уже готов. Однако он появился в печати только через девять лет, в 1837 г.

18 Пуркинье, Иоганн-Евангелиста (1787—1869) — известный физиолог, один из основоположников клеточного учения, по национальности чех. Учился в Пражском университете. В течение долгого времени был профессором физиологии и патологии в Бреславле, в 1849 г. переехал в Прагу, где основал при университете физиологический институт, которым руководил до самой смерти. Большую роль в науке сыграли эмбриологические работы Пуркинье, а также его исследования по физиологической оптике. Занимался, между прочим, вопросом о развитии птичьего яйца до начала насиживания. Результаты этих исследований, о которых упоминает Бэр, Пуркинье опубликовал затем в работе «Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem» (Lipsiae, 4°, 1830).

19 Вольф, Каспар-Фридрих (1733—1794) — знаменитый биолог, русский академик, создатель теории эпигенеза, один из основателей совре-

---

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. XIV, стр. 393.

** Там же, стр. 483—484.

менной эмбриологии, ранний эволюционист XVIII в. Бэр очень часто и с большим уважением упоминает его имя. Он считает, что Вольф во многом предвосхитил взгляды позднейших ученых, хотя и не был понят своими современниками. Энгельс называет взгляды Вольфа «гениальным предвосхищением» и ставит его в ряду предшественников Дарвина.*

Вольф родился в Берлине, окончил университет в Галле в 1759 г. Написал на латинском языке диссертацию, которую назвал «Теория развития» (Theoria generationis, 1759). В этой классической работе он заложил основы эмбриологии и выступил против авторитета старых ученых, защищавших реакционную теорию преформизма в биологии, иначе — теорию предсуществования зародышей. По этой теории зародыши живых существ вполне сформированы, но настолько малы, что неразличимы даже вооруженным глазом. При этих условиях весь процесс морфогенеза сводится к развертыванию и росту уже готовых существ. Вольф горячо опровергал этот взгляд и доказывал, что никаких преформированных органов у зародышей не имеется и всякое развитие совершается постепенно путем новообразований, т. е. путем закладывания новых частей. Такое развитие Вольф назвал эпигенезом. Свою теорию Вольф противопоставил взглядам ученых авторитетов своего времени. Это повредило ему в глазах реакционных немецких профессоров и навлекло на него преследования, в результате которых он покинул Германию и уехал в 1767 г. в Россию, где был избран академиком Петербургской Академии Наук. Здесь Вольф нашел спокойное пристанище, где работал в течение 27 лет, до самой смерти. В России Вольф опубликовал ряд ценных работ, в том числе свои наблюдения над развитием куриного зародыша, напечатанные в журнале Петербургской Академии Наук «Novi Commentarii» (т. XII, XIII). Бэр в 1847 г. охарактеризовал эту работу как «величайшее произведение, какое мы знаем в области наблюдательных наук». Кроме того, Вольф занимался изучением уродов академической коллекции (спиртовые препараты) и оставил большую работу на эту тему, где высказал много ценных мыслей по общим вопросам биологии (наследственность, изменчивость, происхождение высших форм от низших и проч.). Работа эта не была напечатана и хранится в рукописном виде в Архиве Академии Наук СССР. Первые подробные сведения о ее содержании были опубликованы в 1947 г. Б. Е. Райковым в сочинении «Очерки по истории эволюционной идеи в России до Дарвина» (т. I, стр. 46—94).

[19a] 1 гран(немецкий) равняется 6.4 грамма (по Толлю).

[20] Бэр применяет в своем сочинении терминологию, которая отличается от ныне существующей. Прежде всего он ввел особое выражение

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. XIV, стр. 483—484.

«Keim» для обозначения совокупности частей формирующегося организма, причем этой совокупности противополагаются питательные материалы, т. е. желток и белок. Под термином «Keim» Бэр в большинстве случаев разумеет то, что мы в настоящее время называем «бластодермой». Остерегаясь модернизировать терминологию Бэра, мы всюду переводим слово «Keim» русским словом «зародыш». По этой же причине мы, во избежание путаницы, не называем эмбрион зародышем и переводим термин Бэра «Embryo» буквально, т. е. словом «эмбрион».

Пандер в своей работе всюду называет бластодерму немецким словом «Hahnentritt», буквально — «петуший след». Это выражение соответствует русскому народному слову «насед». Надо заметить, что Бэр в данном сочинении употребляет этот термин только в одном месте и притом с ссылкой на Пандера (стр. 36), но в своей автобиографии (1865) часто прибегает к этому термину Пандера. Слова «бластодерма» Бэр нигде не употребляет, хотя этот термин существовал в его эпоху, например в «Физиологии» Бурдаха (1826, т. I, стр. 57) встречается слово «бластодерма» с пояснением — «membrana proligera seu germinativa». Другой синоним этого же понятия — discus proligerus seu stratum proligerum». Русская терминология очень неустойчива; например А. Ковальский (1866) передавал это понятие выражением «зародышевый диск» или «зародышевый слой», А. Масловский (1865) предпочитал выражение «зародышевый кружок», и т. д.

Дальнейший процесс развития Бэр представлял себе так, что часть зародыша, выпячиваясь, превращается в эмбрион (Embryo), а та часть, которая не превратилась в эмбрион и обрастает желток в виде пленки, оставаясь связанной с эмбрионом, образует, по Бэру, зародышевую оболочку (Keimhaut). Таким образом, происходит разделение зародыша на эмбрион и зародышевую оболочку. То есть «зародышевая оболочка» Бэра на современном научном языке означает зачаток внезародышевой части брюшной стенки тела. Отметим, что зародышевые оболочки Amniota в современной терминологии (т. е. амнион и сероза) не имеют ничего общего с Keimhaut Бэра. Что Бэр именно так понимал дело, бесспорно явствует из его собственных слов.

Надо заметить, что у Бэра видно некоторое колебание в выборе терминов. Так, например, он отказывается пользоваться термином Пандера «зародышевый листок» (Keimblatt) для обозначения всей толщи зародышевого диска, основательно замечая, что это выражение легко смешать с выражениями «слизистый листок» (Schleimblatt), «сосудистый листок» (Gäfässblatt) и «серозный листок» (seroses Blatt), которые ввел Пандер. По этой же причине Бэр остановился на термине «зародышевая оболочка» (Keimhaut), хотя он в начале работы (при описании изменений первого дня) наряду с этим термином употребляет в том же значении и выражение

Пандера «зародышевый листок» (Keimblatt) и «зародышевый слой» (Keimschicht) (стр. 9, 10 оригинала). Выражение «зародышевая оболочка» появляется у Бэра, начиная с 11-й страницы оригинала, как бы после некоторых колебаний, а затем он окончательно останавливается на этом выражении и в дальнейшем только его и употребляет.

Таким образом, Бэр как бы прокладывает дорогу к употреблению выражения «зародышевый листок» (Keimblatt) в том смысле, в каком это выражение стало употребляться лишь позднее, т. е. в том самом смысле, какой принят для этого термина в наше время.

Заметим, что Пандер также применял выражение Keimhaut (зародышевая оболочка), но в несколько ином смысле, чем Бэр, а именно, он называет так всю бластодерму, в то время как Бэр называет бластодерму зародышем (Keim), а под зародышевой оболочкой разумеет лишь ту часть, которая остается после образования эмбриона на поверхности желточного шара. Насед (Hahnentritt), по Пандеру, состоит из зародышевой оболочки (Keimhaut), лежащей сверху, и из белого бугорка под этой оболочкой, который Пандер называет «ядром наседа» (der Kern des Hahnentritts). Пандер пишет, что через восемь часов после начала насиживания зародышевая оболочка оттесняется кверху жидкостью, которая образовалась в полости под нею, т. е. между нею и ядром наседа.

[21] Пандер так описывает появление этих листков в своей работе «Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hünchens» (стр. 5): «Около 12-го часа зародышевая оболочка состоит из двух совершенно различных слоев — внутреннего, более толстого, зернистого, непрозрачного, и наружного — более тонкого, гладкого, прозрачного, причем последний вследствие его положения и развития мы называем серозным листком (das serose Blatt), а первый — слизистым листком (das Schleimblatt)». Бэр заимствовал эти названия у Пандера.

[21a] 1 линия равняется 2.54 мм.

[22] Бэр называет «плодовым полем» (Fruchthof) центральную более прозрачную часть бластодермы, т. е. ту часть, которая в современных учебниках называется «светлым полем» (area pellucida). Термин «плодовое поле» предложен Пандером (op. cit., стр. 7); Бэр его заимствовал у Пандера.

[23] Галоны (Halonen) — термин, заимствованный Бэром у Пандера. Так Пандер называет концентрические круги, которые окружают бластодерму. Пандер насчитывал их от трех (через 12 часов насиживания) до 4—5 (через 18 часов). «Эти круги, — пишет Пандер, — которые замечаются уже при первом взгляде на желток по причине их более светлой окраски, возникают благодаря изменению или разжижению желтка под зародышевой оболочкой и очень часто варьируют в своем числе, форме и ясности границ». В настоящее время термин «галоны»

не употребляется и соответствующие образования описывают просто как беловатые концентрические кольца вокруг наружного края бластодермы.

[24] Бэр ошибочно считал белый желток за полое образование, где скопляется жидкость, при посредстве которой происходит питание эмбриона через канал, идущий от центра желтка к периферии. Старые эмбриологи называли эту воображаемую полость «latebra» (норка). Пуркинье думал, что латебра наполнена серозной жидкостью, которая, будучи удельно тяжелее вещества желтка, удерживает зародышевый диск в определенном положении наподобие якоря. Бугорок зародышевого слоя (der Hügel der Keimschicht), о котором упоминает Бэр и который ошибочно принимали за ядро (оптический обман) и назвали Пандеровым ядром (nucleolus Panderi seu n. blastodermatis), представляет собою нижний слой разрастающихся клеток. Наполненная жидкостью полость, которая, по Бэру, находится под диском зародыша, между зародышем и желтком, по современной терминологии называется подзародышевой полостью или полостью дробления.

[25] Бэр употребляет следующие термины для обозначения частей зародышевого диска: «плодовое поле» (Fruchthof) — в современной эмбриологической литературе его называют «светлым полем» (area pellucida); «сосудистое поле» (Gefässhof) — area vasculosa; «желточное поле» (Dotterhof) — теперь называют «темным полем» (area opaca).

[26] Название «сосудистый листок» или «сосудистая оболочка» (Gefässhaut) дано Пандером. Бэр удержал это название. Ср. описание Пандера (op. cit., стр. 11): «Между обеими листками зародышевой оболочки возникает третий — средний, в котором образуются сосуды и который мы поэтому называем сосудистой оболочкой».

[27] Название «первичная полоска» дано Бэром, который и описал впервые это образование. Пандер не заметил его или не придал ему значения. Он считал началом организации появление первичных складок. Вот как описывает Пандер этот момент развития: «Как скоро прозрачное поле постепенно примет грушеобразную форму, в нем показываются две нежные параллельные вытянутые по длине полоски, образованные как складки зародышевой оболочки. Мы дали им название первичных складок, как первого зачатка тела будущего эмбриона».

[28] Образование, которое Пандер называл «первичными складками», Бэр назвал «спинными пластинками»,—название, по мнению самого Бэра, не очень удачное. В своей автобиографии Бэр пишет, что предпочел бы другое название. В настоящее время эти образования называют «нервными валиками» или «нервными складками», так как, смыкаясь, они образуют нервную трубку.

[29] Здесь Бэр впервые указывает на образование хорды, которую он назвал «спинной струной». При этом оп отмечает ошибку Пандера,

который принял хорду за спинной мозг. Действительно, Пандер пишет (op. cit., стр. 9): «Между обеими складками по их длине образуется нежная круглая или ланцетовидно-расширенная полоска — зачаток спинного мозга...» и дальше: «Обе первичные складки, которые идут параллельно друг другу по верхней поверхности зародышевой оболочки, смыкаются, образуя свод над лежащим между ними спинным мозгом и служа для последнего защитным футляром». Между тем до образования нервной трубки спинного мозга еще не существует. В своей автобиографии (в примечании, посвященном библиографии его работы «История развития животных») Бэр пишет, между прочим, следующее: «Впоследствии мне не нравилось выражение „спинная струна“ — chorda dorsalis, потому что я всегда считал это образование за среднюю ось, и то, что образуется выше, — относил к спинной стороне, а то, что лежит ниже, — к брюшной стороне. Я предпочел бы называть это образование позвоночной струной — „chorda vertebralis“».

30 Бэр лишь попутно и притом очень кратко упоминает о своей методике исследования зародышей. Однако эта методика представляет большой интерес. Бэр, несомненно, владел очень тонкими приемами исследования. Не ограничиваясь простым наблюдением объектов, он анатомировал их под водой при помощи тонких игл, смотря в это время на объект в лупу. В этих микро-анатомических манипуляциях он достиг большого совершенства, например он вытягивал у трехдневного зародыша цыпленка хорду из окружающей трубки и даже определил прочность этой трубки. Ему удавалось (стр. 53) при помощи игл отслаивать на второй день развития срастающиеся края нервных складок на спинной стороне зародыша и т. д. Кроме того, как видно из различных мест сочинения Бэра, он экспериментировал с зародышами, погружая их то в теплую, то в холодную воду (стр. 48—49), обрабатывая кислотой (стр. 56), и т. д. Несомненно также, что Бэр обладал особенными приемами вскрытия насиженных яиц, не известными в его время. Бэр рассказывает об этом довольно подробно в своей автобиографии (гл. 8). Его учитель Дёллингер был замечательным препаратором, он умел, например, делать тончайшие инъекции сосудов окрашенными массами, и т. п. Своему искусству Дёллингер научился у знаменитого анатома и физиолога, чешского ученого Георга Прохаски, у которого работал в Вене в 90-х годах XVIII в. Эти знания Дёллингер, несомненно, передавал своим ученикам, в особенности искусство анатомировать мелких животных тончайшими инструментами. До какого совершенства доходили в этом отношении старинные ученые, показывают рисунки Сваммердама и др. Таким образом, через посредство Дёллингера Бэр в той или иной мере унаследовал эту старинную тонкую технику, развитие которой в XVII и XVIII вв. объясняется несовершенством оптических инструментов и отсутствием тех возмож-

ностей, которые дает нам современная микротехника. Надо кроме того заметить, что Бэр обладал исключительно острым зрением по отношению к мелким предметам. Он был несколько близорук и поэтому мог обходиться во многих случаях без лупы. В своей автобиографии он рассказывает, что ему в молодости редко случалось встречать людей, которые бы лучше, чем он, разбирались в мелких объектах. Однако под старость его левый глаз перестал хорошо видеть. «Он отработал свой век», — шутливо замечает Бэр по этому поводу (Автобиография, гл. 12).

[31] См. примечание 20 на стр. 444—446.

[32] См. примечание 30 на стр. 448.

[33] См. стр. 418—419.

[34] См. примечание 30 на стр. 448.

[35] Kopfkappe — мы переводим выражением «головная шапочка», как более близким к оригиналу. Иногда это образование называют также «головной сумкой» или «головным футляром». Харьковский профессор А. Масловский в 60-х годах в своем курсе эмбриологии переводил это выражение: «головной капюшон».

[36] Меккель, Иоганн-Фридрих (1781—1833) — анатом и зоолог. Учился в Гёттингене, Вюрцбурге, Вене. Получил докторскую степень в 1802 г., с 1806 г. — профессор анатомии и хирургии в Галле, вместо известного анатома Лодера, который был приглашен в Московский университет и уехал в Россию. Меккель много работал в области сравнительной анатомии и заслужил славу «немецкого Кювье». Известность получила в Европе работа Меккеля «System d. vergleichenden Anatomie» в 7 томах (Галле, 1821—1833). Пользовались распространением его большие руководства по нормальной анатомии человека в четырех частях (1815—1820) и патологической анатомии в трех частях (1812—1818). Меккель был сторонником теории параллелизма и защищал те соображения, которые впоследствии легли в основу биогенетического закона. Бэр был не согласен с Меккелем и справедливо оспаривал его взгляды.

[37] Указание, характерное для Бэра как для эволюциониста. Хотя Бэр относился отрицательно к неудачным попыткам своего времени примитивно связать позвоночных с моллюсками через головоногих, или с членистоногими, рассматривая последних как организмы, «перевернутые на спину», однако истинные гомологии Бэр подчеркивает, как, например, метамерию, свойственную эмбрионам позвоночных на ранних стадиях развития.

[38] См. стр. 418—422.

[39] Бэр обычно употребляет выражение «Harnsack», которое мы переводим «мочевой мешок», но в редких случаях он ставит в скобках слово «allantois», как в данном случае.

[40] Ратке, Мартин-Генрих (1793—1860) — зоолог и эмбриолог, преемник Бэра по кафедре зоологии и анатомии в Кёнигсбергском университете.

Бэр был очень высокого мнения о Ратке и часто упоминает его имя. Ратке окончил медицинский факультет в Берлине и занимался сперва врачебной практикой и преподаванием физики в средней школе. Одновременно он занимался научными исследованиями в области анатомии и эмбриологии животных. В 1829 г. получил место профессора физиологии в Дерптском университете. Живя в России, Ратке ездил на юг для изучения фауны Черного моря. Это был очень деятельный и одаренный ученый, автор многочисленных работ по преимуществу эмбриологического содержания. Он известен открытием жаберных щелей у зародышей млекопитающих (1832). Изучал развитие акуловых рыб, крокодилов, змей, черепах, хвостатых амфибий и проч. По своим взглядам Ратке может быть отнесен к числу ранних биологов-эволюционистов.

41 Галлер, Альбрехт (1708—1777) — швейцарский врач и натуралист, виднейший физиолог XVIII в. Галлер издал несколько сводок, где в полноте объединены научные результаты физиологических и анатомических работ того времени. В 1759—1766 гг. он напечатал в Берне «Elementa physiologiae corporis humani» — в восьми больших томах. Позднее напечатал подобную же сводку по анатомии — «Bibliotheka anatomica» (1774—1778) и др. Галлер занимался также эмбриологическими исследованиями, причем придерживался, как и Бонне, теории преформации. В 1757—1758 гг. издал свои исследования о развитии куриного зародыша.

ПРИМЕЧАНИЯ КО ВТОРОЙ ЧАСТИ

42 В схолии I Бэр высказывается против учения о преформации и приближается к так называемой эпигенетической точке зрения. Борьба между преформизмом и эпигенезом представляет собою характерную черту развития эмбриологии в XVII, XVIII и в начале XIX вв. См. об этом на стр. 432—436.

43 В представлении Бэра о том, что «идея управляет сущностью развития» ясно выразился идеалистический характер его воззрений на факторы развития, от которого он не мог освободиться. «Новая школа», на которую намекает Бэр, это, конечно, натурфилософская школа Шеллинга, под влиянием которой он одно время находился. В своей автобиографии (глава 8) Бэр рассказывает, что он в молодости был приверженцем натурфилософии, но потом отошел от этих взглядов. Однако некоторые следы натурфилософских влияний остались у Бэра и в позднейшую эпоху его жизни и нашли свое выражение, между прочим, и в его «Истории развития животных». Подобный же экскурс в философию мы находим у Бэра и в конце схолия VI (стр. 370). Эти идеалистические домыслы Бэра характерны как пример того, насколько было трудно в те времена даже корифеям естествознания, прославленным точностью экспе-

риментальных исследований, освободиться от плена метафизического идеализма. Подобные же мысли о том, что организм построен по определенной идее, которая целесообразно направляет и конструирует его, мы находим и у другого известного биолога первой половины XIX в., младшего современника Бэра — Иоганнеса Мюллера.

[44] В схолии II Бэр устанавливает важное явление — наличие изменчивости эмбрионов. Установление этого факта оказалось возможным потому, что Бэр изучил весьма значительный эмбриологический материал, и от его проницательного взгляда не скрылся факт наличия индивидуальных различий у развивающихся зародышей. Установление факта изменчивости эмбрионов, особенно на ранних стадиях онтогенеза, имело немаловажное значение. Крупнейший русский зоолог-дарвинист, академик А. Н. Северцов, в XX в. показал, что эволюционный процесс в значительной своей части происходит за счет изменений эмбриональных стадий. На этом мы более подробно остановимся в примечании к схолию V, здесь же отметим лишь, что в этой связи наблюдения Бэра над изменчивостью зародышей приобретают особый интерес. В целом справедливым является и утверждение Бэра об «увеличивающейся самостоятельности» развивающегося животного в ходе онтогенеза. По существу речь идет о повышающейся степени дифференцировки и об обособлении эмбриона от зародышевых оболочек.

[45] Однако в схолии II имеются и некоторые ошибочные утверждения. В частности, Бэр ошибается, когда утверждает, что у низко организованных животных отсутствует дифференцировка полов. Как это твердо установлено в современной биологии, половая дифференцировка возникла на очень ранней филогенетической ступени и имеет место уже в типе простейших. Среди низших многоклеточных (губки и кишечнополостные) многие виды раздельнополы.

[46] Бэр разграничивает два различных момента при половом размножении: совокупление и оплодотворение. Это разграничение, являющееся в настоящее время общепринятым, позволяет Бэру высказать предположения о значении того и другого процесса в размножении. Среди них некоторые утверждения оказались ошибочными. В частности, утверждение Бэра о том, что граафовы пузырьки у млекопитающих не вскрываются без совокупления, не соответствует действительности. Этот процесс не связан непосредственно ни с совокуплением, ни с оплодотворением. Он регулируется эндокринными механизмами.

[47] Блюменбах, Иоганн-Фридрих (1752—1840) — естествоиспытатель, анатом, физиолог, антрополог, знаток сравнительной анатомии. В течение долгих лет был профессором Гёттингенского университета.

[48] Бэр ссылается на старинное сочинение автора XVII в. Иоганна Вурфбайна (Wurffbain), посвященное всестороннему описанию сала-

мандры: Salamandrologia, h. e. descriptio historico-philologico-philosophico-medica etc. Norimbergae, 1683.

[49] Схолий III представляет особый интерес, так как в нем Бэр устанавливает общие морфологические закономерности эмбрионального развития. К ним прежде всего относится основное положение Бэра о том, что развитие идет от гомогенного общего к гетерогенному частному. Это положение по существу повторяет те же мысли, которые составляют содержание схолия I. Но Бэр не ограничивается этим общим положением и, объединяя известный ему эмбриологический материал, указывает, какими путями осуществляется этот переход. При этом Бэр формулирует учение о зародышевых листках, которое входит как существенная часть и в современную эмбриологию. Весьма важным является установление Бэром трех категорий процессов, из которых складывается онтогенез: первичное обособление (по современной терминологии обособление зародышевых листков), гистологическое обособление (т. е. гистогенез тканей) и морфологическое обособление (т. е. органогенез). Установленные Бэром закономерности о соотношении различных процессов обособления при эмбриональном развитии обосновывают и его общее представление о характере онтогенеза как развития от менее дифференцированного и обособленного к более дифференцированному и обособленному.

[50] См. стр. 418—422.

[51] Серр (Serres) — французский анатом, зоолог и физиолог, ученик Жоффруа Сент-Илера. Занимался эмбриологией. По мнению Серра, органы человека при их развитии проходят через те формы, которые в готовом виде последовательно представлены в животном мире. По Серру «развитие органов человека есть переходная сравнительная анатомия (l'anatomie transcendante)». Человек в своем развитии как бы объединяет, «резюмирует» все животное царство. Бэр оспаривал взгляды Серра и был совершенно прав в своей критике.

[52] В схолии IV Бэр развивает положения, лежащие в основе схолия III, и дает обобщающую картину основных процессов развития позвоночного животного. Хотя схолий этот и носит более специальный характер, тем не менее он представляет и большой общий интерес для выяснения взглядов Бэра на некоторые основные вопросы эмбриологии. См. об этом на стр. 418—422.

Интересен вопрос об источнике представлений Бэра о наличии в развивающемся зародыше более жизненных и менее жизненных частей. Наличие этих «полярностей» Бэр рассматривает как существенную черту и важный фактор развития (стр. 242). В этих в достаточной мере неясных и в общем фантастических представлениях Бэра нельзя не усмотреть влияния натурфилософа-идеалиста Шеллинга (1775—1854) (ср. прим. 43).

Натурфилософские взгляды последнего пользовались, как известно, широким распространением в Европе и оказали свое влияние на очень многих естествоиспытателей первой половины XIX в. Шеллинг в произведениях первого периода своей деятельности основывал процессы развития в природе на идее столкновений противоборствующих положительных и отрицательных сил, которые он называл полярными. Хотя натурфилософия Шеллинга в целом насквозь идеалистична, тем не менее мы находим в ней некоторые прогрессивные моменты, к числу которых следует отнести его учение о развитии на основе столкновения противоположностей.* В этих широко распространенных представлениях первой четверти XIX в., берущих свое начало от Шеллинга, и следует видеть источник взглядов Бэра о полярности в эмбриональном развитии, о наличии более и менее жизненных частей, которые Бэр обозначает знаками + и —.

[53] В короллярии о строении и развитии конечностей Бэр, если пользоваться современной терминологией, устанавливает по существу гомологию конечностей позвоночных. При этом он сочетает сравнительно-анатомический и сравнительно-эмбриологический методы. При этом особый интерес представляет всюду подчеркиваемая Бэром связь формы и внутреннего строения органа с выполняемой им функцией и с особенностями той внешней среды, в которой живет данное животное. Глубокий анализ этих вопросов, который дает Бэр, не утерял значения и для современной науки. Однако и в данном случае Бэр не избег некоторого влияния со стороны натурфилософии начала XIX в. Рассуждения Бэра о том, что челюсти сравнимы с конечностями (стр. 280), а последние в свою очередь с ребрами, идут от идей ученика Шеллинга, натурфилософа Лоренца Окена (1779—1851). Последний выступил в начале XIX в. с так называемой «позвоночной теорией черепа», согласно которой череп позвоночных животных представляет собою ряд видоизмененных позвонков. Эти представления Окена, носившие у него чисто натурфилософский характер, тем не менее оказали влияние на современников, в том числе и на Бэра. Учение Окена имело, однако, некоторое «рациональное зерно», которое заключалось в том, что голова позвоночного, так же как и туловище и все тело в целом, имеет метамерное строение и в процессе онтогенеза слагается из определенного числа сегментов (ср. прим. 15).

---

* Энгельс положительно относился к раннему периоду деятельности Шеллинга, когда последний развивал и обосновывал свои натурфилософские взгляды. «Когда он еще был молод, — писал Энгельс, — он был другим. Его кипящий ум рождал тогда светлые мысли, и некоторые из них сослужили свою службу в борьбе более молодого поколения». (К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., 1929, т. II, стр. 163).

Здесь уместно припомнить слова Энгельса, что в старой натурфилософии «были высказаны многие гениальные мысли и предугаданы многие позднейшие открытия, но немало также было наговорено и вздора».*

54 Этот шарж Бэра направлен не столько по адресу Ламарка, сколько по адресу его неудачных и неумеренных сторонников, которые слишком грубо и наивно представляли себе процесс эволюции. В целом, к идеям Ламарка Бэр относился положительно — уже в силу того, что и сам он, как и Ламарк, признавал наследственную передачу изменений, приобретенных под влиянием факторов окружающей среды.

55 Критикуя теорию параллелизма между эмбрионами и взрослыми формами и оспаривая взгляд, что высшие животные в своем развитии воспроизводят взрослые формы низших животных, Бэр все время соприкасается с идеей эволюции животного мира от низших форм к высшим. Он не высказывается по поводу этой идеи в целом, а направляет свои хорошо подобранные аргументы против одной определенной модификации этой идеи, а именно — против мысли об «однорядной» или «линейной» филогенетической связи между всеми живыми существами. Бэр сближает эту мысль с популярным в XVIII и в начале XIX в. представлением о «лестнице живых существ», где все организмы расположены в один ряд по степени их совершенства. У читателя, недостаточно знакомого с историей этого вопроса, может получиться впечатление, что Бэр высказывается здесь против эволюционной идеи вообще, базируясь на своих четырех типах животного царства как на замкнутых неподвижных группировках. Такой вывод, основанный на одностороннем понимании высказываний Бэра, был бы, однако, в корне ошибочным. Бэр в течение всей своей жизни был сторонником взгляда, что живые организмы изменчивы и что высшие формы жизни происходят от низших путем трансформации. Для Бэра были вопросом лишь границы этой трансформации. В начале научной деятельности он принимал эволюцию очень широко, от низших животных и до человека, причем он приписывал человеку животное происхождение. Его статьи на указанную тему не были своевременно опубликованы, но сохранились в архиве Академии Наук СССР в рукописном виде, где были недавно изучены Б. Е. Райковым. Вот, что писал, например, Бэр в одной из своих неизданных работ, относящейся к началу 20-х годов: «На земле постепенно, может быть в течение многих тысячелетий, образовались новые органические формы в растущей степени совершенства. Следовательно, постепенно возникли новые формы, и если мы в настоящее время не видим возникновения высших животных форм, то мы можем заключить лишь об изменении порождающих их условий. Первые животные в течение долгого времени были лишь водными живот-

* К. Маркс и Ф. Энгельс, Соч., т. XIV, стр. 666.

ными. Каждое наземное животное и в настоящее время, хотя оно происходит от родителей своего вида, начинает свою жизненную историю с того, что его зародыш питается жидкими веществами. Следовательно, первое возникновение жизни имело место в воде, что гораздо более понятно, чем зарождение жизни на суше. Последнее было бы непонятно по общим условиям жизни животных и должно было бы рассматриваться как новый акт творения. . . Возможно думать, что наземные животные возникли путем постепенного изменения из водных организмов». Позднее, в эпоху написания «Истории развития животных» (1828), Бэр под влиянием развитого им учения о четырех типах животного царства сузил пределы трансформации до границ типа, так как не находил в науке достаточных доказательств существования переходов между типами. Но внутри типов он принимал естественное видообразование в виде вариаций по разным направлениям в зависимости от влияний среды, окружающей животных. Расположить типы в филогенетический ряд Бэр отказывался лишь за отсутствием убедительных научных фактов, которых зоология того времени доставить не могла, но теоретически он принимал общность происхождения этих типов и выводил всех животных из первичной формы пузырька, о чем он с полной ясностью говорит в схолии V (стр. 320). Таким образом Бэр высказывался не против филогенетической связи животных организмов, а против упрощенного и совершенно неверного представления, что организмы от низших к высшим образуют один преемственный ряд, одну линию. В этом отношении, как мы теперь знаем, Бэр был совершенно прав, так как филогенетические связи между организмами выражаются не в виде простой линейной схемы, но в виде древовидной схемы. Но, во всяком случае, трансформистом Бэр оставался и не изменил этому убеждению до конца жизни. Ограничимся одной ссылкой, хотя их можно было бы привести целый ряд. Вот что писал, например, Бэр в 1859 г., будучи 67 лет от роду, накануне появления теории Дарвина: «Я не могу не выразить убеждения, что многие формы, которые при размножении держатся отграниченно, пришли к такому отграничению лишь постепенно и первоначально составляли один вид. Современное распространение животных и, поскольку мы с вероятностью могли бы восстановить, прежнее их распространение, кажется мне, говорят за это очень определенно. . .». Несколько ниже мы находим у Бэра такое место: «Так часто наблюдаемая группировка животных по родственным группам, мне кажется, говорит за то, что здесь в основе действительное родство и что похожие друг на друга виды действительно имеют общее происхождение или возникли друг от друга. Я думаю, что распределение животных делает вероятным, что многие виды, которые теперь развиваются обособленно, первоначально не были разделены и что таким образом из вариаций произошли специфически различные виды. . . Так

как все в природе изменчиво, частью способно двигаться в пространстве, частью способно развиваться, то нельзя отрицать, почему отдельные формы не могли бы иметь развития, как и то всеобщее развитие в последовательном порядке появления, на которое нам указывает палеонтология».*

[56] Бэр выступает против представления о том, что зародыши в своем развитии проходят стадии, соответствующие по своему строению более низко стоящим в системе животным. Эта идея во времена Бэра развивалась многими биологами и особенно подробно была обоснована Меккелем в его «Системе сравнительной анатомии».** В противоположность этим взглядам Бэр выдвигает положение о том, что в процессе индивидуального развития сначала появляются наиболее общие черты, характеризующие признаки крупных систематических групп, и лишь позднее постепенно и последовательно проявляются признаки более мелких. систематических категорий, признаки более специальные. Об этом подробнее см. на стр. 423—427.

[57] См. стр. 427—429.

[58] Зёммеринг, Самуил-Томас (1775—1830) — немецкий анатом и физиолог, автор многочисленных работ по различным отделам анатомии и зоологии. Занимался также эмбриологией. Бэр очень уважал Зёммеринга и в 1828 г. посвятил ему свое сочинение о сосудистой связи материнского тела с телом плода у млекопитающих.

[59] Бартолин, Каспар (1655—1738) — датский ученый, профессор анатомии в Копенгагене, открывший бартолинов проток и бартолиновы железы.

[60] Вебер, Эрнст-Генрих (1795—1878) — анатом и физиолог, профессор Лейпцигского университета. Известен своими работами по физиологии нервной системы, а также по сравнительной анатомии и гистологии. Вероятно, Бэр имел в виду его работу 1817 г. «Anatomia comparata nervi sympatici».

[61] Тревиранус, Готтфрид-Рейнгольд (1776—1837) — натуралист-философ, разносторонний ученый, автор многочисленных работ, в том числе шеститомного труда: «Biologie oder Philosophie der lebenden Natur» (Göttingen, 1802—1822). Тревиранус выдвинул общую биологию как самостоятельную научную дисциплину. В своих специальных работах он занимался анатомией и физиологией животных, преимущественно беспозвоночных. Бэр ссылается на исследования Тревирануса, посвященные анатомии нервной системы членистоногих (1816—1817).

[62] См. стр. 418—422.

---

* Mém. de l'Academie des sciences de St.-Pétersb., t. VIII, стр. 342—344.

** F. Mekkel. System der vergleichenden Anatomie. Halle, 1821.

63 Тидеман, Фридрих (1781—1861) — зоолог, анатом и физиолог, профессор ряда германских университетов, автор многих работ по анатомии животных и человека. Бэр ссылается на его неоконченный курс зоологии «Zoologie zu seiner Vorlesungen» (1808—1810, Theil. 1—3).

64 В четвертом короллярии к схолию V Бэр выдвигает две большой принципиальной важности проблемы: об основных планах развития и о значении эмбриологии для построения системы животного царства. См. об этом на стр. 429—431.

64а Каволини, Филипп (1756—1810) — итальянский зоолог, профессор в Неаполе. Занимался изучением низших морских животных, а также эмбриологией ракообразных и рыб. Бэр имеет в виду его работу «Memoria sulla generazione dei pesci a dei granchi» (Неаполь, 1787).

65 Герольд, Мориц-Иоганн-Давид — профессор в Марбурге. Занимался историей развития насекомых и паукообразных. Его работа, о которой упоминает Бэр, вышла в 1824 г. в Марбурге на немецком и латинском языках.

66 Одуен, Жан-Виктор (1797—1841) — французский врач-натуралист, преимущественно зоолог. Экскурсируя по берегам Бретани и Нормандии, изучал естественную историю морских беспозвоночных. В 1828 г. Парижская академия наук премировала его за исследования кровеносной системы ракообразных. Именно на эту работу Одуена ссылается Бэр.

67 Ср. стр. 332.

68 Взгляд на позвоночных как на таких животных, которые являются по сравнению с членистоногими как бы перевернутыми на спину, существовал в науке в начале XIX в., но каких-нибудь серьезных оснований по этому поводу не было высказано. Исследователей поражало различное положение нервной системы и сердца у позвоночных и членистоногих, и так как исследований по истории развития членистоногих почти совершенно не было, а эмбриональное развитие позвоночных еще только начинало изучаться, то подобный взгляд мог показаться вероятным. Однако это воззрение, как не имевшее никаких оснований, было отвергнуто по соображениям теоретическим и благодаря прямым наблюдениям исследователей. Во всяком случае заслуживает внимания тот факт, что Бэр еще в 1828 г. отрицательно отнесся к этой идее. Однако позднее — в 70-х гг. прошлого века — этот взгляд опять возродился в работах Дорна, Земпера и некоторых других зоологов. В настоящее время теория переворачивания на спину, имевшего будто бы место в истории предков позвоночных, считается совершенно оставленной.

69 Савиньи (1777—1851) — французский натуралист-путешественник, описавший много новых видов птиц, а также беспозвоночных. В энтомологии известен тем, что установил гомологию ротовых частей насекомых.

69а Заслуживает внимания то обстоятельство, что Бэр принимает крылья насекомых за придатки (выросты) спинной стороны тела. Существование ископаемых насекомых с боковыми выростами на переднегруди не было известно во времена Бэра, и его взгляд на происхождение крыльев у насекомых можно считать своего рода научным предвидением. Теория Гегенбаура о происхождении крыльев от листочков трахейных жабр личинок насекомых в настоящее время отвергается по ряду соображений, приведенных, между прочим, в курсе энтомологии Н. А. Холодковского. Таким образом, высказанная Бэром по этому поводу точка зрения соответствует современным взглядам ученых. Однако считать крылья за конечности, как это делает Бэр, нельзя. Что же касается до сравнения конечностей членистоногих с конечностями позвоночных, которое пытается провести Бэр, то в настоящее время такое сближение, разумеется, не может быть принято.

70 Жюрин, Луи — швейцарский энтомолог, автор сочинения «Nouvelle méthode de classer les Nyménopteres et les Dipteres» (Genève, 1807).

71 Карус, Карл-Густав (1789—1869) — немецкий врач и натуралист, философ-идеалист, занимался преимущественно зоологией и сравнительной анатомией. Придерживался теории трансформизма. Автор распространенного в свое время учебника «Lehrbuch der Zootomie» с 20 гравюрами на меди (Лейпциг, 1818). В 1826—1843 гг. издал большой атлас по сравнительной анатомии (52 таблицы в шести выпусках) с латинским и немецким текстом. Занимался, между прочим, историей развития пресноводных моллюсков (1824, 1827), а также строением и развитием асцидий (1821). Эти работы его и имеет в виду Бэр.

72 Пфейффер, Карл — немецкий врач и естествоиспытатель, изучал наземных и пресноводных моллюсков Германии. Сочинение его о моллюсках вышло в трех выпусках в 1821—1828 гг.

73 Бленвилль, Генри-Мари (1777—1850) — французский зоолог, ученик Кювье, занимался систематикой, сравнительной анатомией, физиологией и палеонтологией. Сторонник идеи «лестницы» в природе. Предложил новую систему животного царства, причем он разделил амфибий Линнея на два класса: собственно амфибий (батрахий) и рептилий. См.: Blainville. Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animale. Paris, 1816.

74 Ср. примечание 43 на стр. 450.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ТРУДОВ К. М. БЭРА ПО ЭМБРИОЛОГИИ



1. Ueber die Kiemen und Kiemengefässe in den Embryonen der Wirbelthiere. Meckel's Arch. f. Anat. und Physiol., 1827, стр. 556—568.

В этой работе Бэр установил наличие жаберных щелей (открытых Ратке в 1825 г. у зародышей птиц) также и в других классах позвоночных. Статья Бэра была переведена на французский язык в «Annales de sciences naturelles», t. XIV, стр. 264—280.

2. De ovi mammalium et hominis genesi. Epistola ad Academiam Scientiarum Petropolitanam. Lipsiae, 1827, 4°, 40 стр.

Классическая работа Бэра об открытии им яйца млекопитающих, написанная по-латыни, посвящена Петербургской Академии Наук. Была переведена на французский язык анатомом Бреше: «Lettre sur la formation de l'oeuf dans l'espèce humaine et dans les mammiféres». Paris, 1829. На немецком языке эта работа появилась много позднее: «Ueber die Bildung des Eies der Säugethiere und des Menschen». Herausgegeben von Dr. Med. Otton, Leipzig, 1927.

3. Commentar zu der Schrift «De ovi mammalium et hominis genesi». Zeitschr. f. Organ. Physik, Bd. II, 1828, стр. 125—193.

Автореферат на немецком языке, излагающий содержание латинской диссертации Бэра об открытии им яйца мелкопитающих.

4. Ueber einen Doppel-Embryo des Huhns aus dem dritten Tage der Bebrütung. Meckel's Arch. f. Anat. u. Physiol., 1827, стр. 578—586.

5. Ueber die Kiemenspalten der Säugethier-Embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. von J. F. Meckel, 1828, стр. 143—148.

Бэр обнаружил у зародышей млекопитающих четыре пары жаберных щелей. Статья эта переведена на французский язык в «Annales de sciences naturelles», t. XV, стр. 282.

6. Untersuchungen über die Gefässverbindung zwischen Mutter und Frucht. Leipzig, 1828, Fol., 30 стр.

Исследование о связи между сосудами материнского тела и плода. Посвящено известному анатому Земмерингу по случаю юбилея последнего.

7. Des branchies et des vaisseaux branchiaux dans les embryons des animaux vertébrés. Répert. Anat. Physiol., VI, стр. 41—51. Publ. par G. Breschet.

8. Geschichte des Froschenembryo. Во II томе сводного труда «Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft», herausgegeben von Prof. Dr. K. Burdach. Leipzig, 1828 (стр. 297—312).

9. Geschichte des Hühnerembryo. Там же, Bd. II, Leipzig, 1828. (стр. 335—466).

Первоначальный текст, который вышел в значительно дополненном виде отдельной книгой в том же году в издательстве бр. Борнтрегер (см. № 10).

10. Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. I Theil. Königsberg, 1828, 4°, стр. 1—271.

Основная классическая работа Бэра по эмбриологии, перевод которой на русский язык дан в настоящей книге. II том этой работы вышел 9 лет спустя, в 1837 г. (см. № 20). Заключительные главы II тома были напечатаны в 1888 г., уже после смерти Бэра (см. № 30). Французский перевод I тома: «Histoire du développement des animaux», trad. par G. Breschet. Paris, 1836.

11. Schädel- und Kopfmangel an Embryonen von Schweinen aus der frühersten Zeit der Entwickelung beobachtet. Verhandl. d. K. Leopold.-Carol. Acad. d. Naturwissensch., Bd. XIV, Bonn, 1829, стр. 827—838.

В статье указано, что зародыш свиньи на первой стадии развития, когда еще не образовались конечности, не имеет вовсе головы. Это служит, по мнению автора, доказательством, что случаи ацефалии являются не чем иным, как остановкой в развитии.

12. Beobachtungen über die Häutung des Embryos und die Anwendung derselben auf die Erkenntniss der Insecten-Metamorphose. Notizen aus d. Gebiete d. Natur- und Heilkunde ges. von Froriep, Bd. XXXI, № 10, 1831, Erfurt, стр. 145—154.

Статья была переведена на французский язык в 1833 г. Бреше.

13. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Schildkröten. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. wissenschaftl. Med., 1834, стр. 645—650.

Сведения о первоначальных изменениях в яйце черепахи

при его развитии. Данные, приведенные Бэром, оказались неточными и последующими наблюдениями были опровергнуты.

14. Die Metamorphose des Eies der Batrachier vor der Erscheinung des Embryo und Folgerungen aus ihr für die Theorie der Erzeugung. Müller's Arch. f. Anat., Physiol. u. wissenschaftl. Med., 1834, стр. 481—509.

Рассматривается дробление желтка в яйце лягушки после оплодотворения.

15. Beobachtungen aus der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Journ. f. Geburtshülfe . . . etc., von Dr. A. E. v. Siebold, Bd. XIV, Leipzig, 1835, стр. 401—417.

Описание нескольких человеческих эмбрионов разного возраста. Часть материала, предназначенного для II тома «Истории развития животных».

16. Entwickelungsgeschichte der ungeschwänzen Batrachier. Bull. Scient. publ. par l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, 1835, t. I, № 1, стр. 4—6; № 2, стр. 8—10.

Суммарный результат произведенных ранее, в кёнигсбергский период жизни, наблюдений над развитием амфибий. Бэр написал на эту тему обширную работу с многими рисунками, но не опубликовал ее.

17. Untersuchungen über die Entwickelung der Fische, nebst einem Anhange über die Schwimmblase. Leipzig, 52 стр.

18. Beobachtung über die Entstehungsweise der Schwimmblasen ohne Ausführungsgang. Bull. Scient. publ. par l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, 1836, t. I, № 2, стр. 15—16.

19. Bericht über eine ausgewachsene Missgeburt. Bull. Scient. publ. par l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, 1836, t. I, № 16, стр. 128.

Взрослая корова с неполным удвоением передней части тела. Этот урод описан подробнее в работе Бэра «Doppelleibige Missgeburten. . .» (см . № 22).

20. Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. II Theil. Königsberg, 1837, 4°, 1—315 стр.

II том основного классического труда Бэра по эмбриологии. Появился через 9 лет после I тома, изданного в 1828 г. Напечатан в неоконченном виде. Заключительная часть этого тома вышла в 1888 г., после смерти Бэра.

21. Ueber doppelleibige Missgeburten. Mém. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, sér. math., phys. et nat., 1838, t. III, Bull. Sc., № 2, стр. 1—11.

Описание двух уродливых эмбрионов окуня (*Perca fluviatilis*), из которых один имел две головы, а другой — удвоенную переднюю часть тела.

22. Ueber doppelleibige Missgeburten oder organische Verdoppelungen in Wirbelthieren. Mém. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, sér. VI, Sc. math., phys. et nat., t. VI, 2, 1845, стр. 79—178.

Двойные уроды человека и позвоночных животных. Приложено 10 таблиц рисунков.

23. Kleine Nachlese von Missbildungen, die an und in Hühner-Eiern beobachtet sind. Mém. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, sér. VI, Sc. math., phys. et nat., t. VI, 2, 1845, стр. 181—187.

24. Neuer Fall von Zwillingen, die an den Stirnen verwachsen sind, mit ähnlichen Formen verglichen. Bull. de la cl. phys.-math. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, t. III, 1845, № 8, стр. 113—128.

Описание двойного человеческого урода из академической коллекции.

25. Neue Untersuchungen über die Entwickelung der Thiere. Neue Notizen aus dem Gebiete d. Natur- und Heilkunde von Froriep, Bd. XXXIX, 1846, № 839, стр. 38—40.

Наблюдения над дроблением яйца у морского ежа, сделанные Бэром в Триесте. Та же работа напечатана в «Bull. physico-math. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg», t. V, № 15, стр. 231—240.

26. Ueber die Entwickelungsweise der Schwimmblase der Fische. Neue Notizen aus dem Gebiete d. Natur- und Heilkunde von Froriep, Bd. XXXIX, № 12, стр. 177—180.

27. Ueber Herrn Steenstrup's Untersuchungen betreffend das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur. Notizen aus dem Gebiete d. Natur- und Heilkunde, fortgef. von Schleiden und Froriep, Bd. I, № 9, 1847, стр. 129—135.

28. Notice sur un monstre double vivent, composé de deux enfants féminins. Bull. de la cl. phys.-math. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, 1855, t. XIV, № 1, 2, 3, стр. 34—37.

Описание двух близнецов, рожденных в Петербурге, которые были сращены головами (в теменной области).

29. Ein Wort über einen blinden Fisch als Bildungshemmung. Bull. de l'Acad. d. Sc. de St.-Pétersbourg, 1862, t. IV, стр. 215—220.

30. Ueber Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion, II Theil, Schlussheft. Herausgegeben von Prof. Dr. L. Stieda, Königsberg, 1888.

Заключительная глава II тома труда Бэра о развитии животных, посвященная развитию человеческого зародыша. Издана под редакцией профессора анатомии Дерптского университета Л. Штиды уже после смерти Бэра.

Составил *Б. Е. Райков.*

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Адамс 216.
Аристотель 414.

Бартолин 324, 456.
Бишоф 396.
Бленвиль 368, 459.
Блюменбах 223, 451.
Бонне 432.
Бурдах 13, 14, 387, 391, 392, 416, 437, 442, 445.

Вебер 331, 456.
Вейсман 435.
Вольф К. Ф. 17, 18, 24, 25, 31, 58, 60, 65, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 85, 87, 103, 287, 383, 411, 412, 413, 428, 429, 434, 439, 443, 444.
Вурфбайн 223, 451.

Галлер 432, 436, 450.
Гарвей 433.
Гартман 11.
Гегенбаур 458
Геккель 424, 425, 426.
Гексли Т. 422, 431.
Гельмерсен Г. П. 406.
Герольд 345, 457.
Гушке 179.

Даль В. И. 406.
Дарвин 379, 383, 384, 401, 408, 424, 429, 455.
Дёллингер 10, 390, 391, 440, 448.
Догель В. А. 406.
Дорн 457.
Дюма 436.
Дютроше 21, 415.

Жуковский В. А. 408.
Жюрин 458.

Зейдлиц К. К. 408.
Земмеринг 310, 456, 460.
Земпер 457.
Зинин Н. Н. 406.

Иванов П. П. 421, 440.

Каволини 345, 365, 457.
Канаев И. И. 381.
Карус 354, 355, 356, 357, 358, 359, 458.
Карпинский А. П. 410.
Келликер 431.
Кеппен И. П. 406.
Кизер 433.
Ковалевский А. О. 407, 417, 422, 430, 439.
Кювье 11, 21, 324, 361, 390, 391, 415, 428, 430, 449, 458.

Ламарк 383, 428, 429, 443, 454.
Левенгук 432.
Ледебур 387.
Лейбниц 432.
Линней 24, 25, 458.
Литке Ф. П. 406.

Мальпиги 24, 43, 287, 414.
Маркс Карл 383, 443, 453, 454.
Масловский А. 445, 449.
Меккель Иоганн 396, 412, 423, 449, 456.
Меррей 41.
Мечников И. И. 407, 417, 422, 430, 439.
Миддендорф А. Ф. 406.
Миллер Иоганнес 422, 451.
Мичурин И. В. 436.
Мюллер Фридрих 424, 425, 426.

Неес фон Эзенбек 10, 440.
Нидхем 433.
Овсянников Ф. В. 384.

Одуен 457.
Окен 11, 21, 423, 429, 442, 443, 453.

Павловский Е. Н. 379, 380, 382, 400, 401, 408, 411.
Павлов И. П. 394.
Паллас 223.
Пандер 29, 37, 40, 42, 43, 51, 65, 77, 78, 80, 383, 411—414, 417—422, 436 441, 442, 445, 446, 447, 448.
Паррот 387.
Пирогов Н. И. 400, 406.
Полянский Ю. И. 381.
Прохаска 448.
Пуркинье 23, 443.
Пфейль 35.
Пфейффер 354, 458.

Райков Б. Е. 381, 410, 411, 434, 441, 454.
Ратке 15, 107, 121, 250, 318, 335, 423, 436, 449, 450, 459.
Ремак 418, 419, 422.
Рудольфи 11, 324, 441.

Савиньи 350, 351, 457.
Сваммердам 432, 433, 448.
Светлов П. Г. 381.
Северцов А. Н. 425, 426, 427, 440, 451.
Серр 231, 232, 452.
Соколов И. И. 381.
Соловьев М. М. 403, 410.

Тидеман 457.
Тревиранус 456.

Филатов Д. П. 440.
Филипченко Ю. А. 421.
Финке 313.
Фовелин 11.

Холодковский Н. А. 458.

Ценковский Л. 406.
Циммерман 365.

Швейггер 441.
Шеллинг 452, 453.
Штибель 354, 358.

Энгельс Фридрих 383, 428, 429, 432, 443, 453, 454.
Эйхвальд Э. И. 406.

Якобсон 355.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Предисловие автора 9

Часть первая. История развития цыпленка в яйце

Введение 29
Первый период 36
§ 1. Первый день 36
§ 2. Второй день 52
§ 3. Общий характер первого периода развития. 74
Второй период 75
§ 4. Предварительные замечания 75
§ 5. Третий день 76
§ 6. Четвертый день 110
§ 7. Пятый день 127
§ 8. Общий характер второго периода 139
Третий период 144
§ 9. Шестой и седьмой дни 144
§ 10. Восьмой, девятый и десятый дни 165
§ 11. Одиннадцатый—тринадцатый дни 187
§ 12. Четырнадцатый—шестнадцатый дни 198
§ 13. Семнадцатый—девятнадцатый дни 201
§ 14. Двадцатый и двадцать первый день 204
§ 15. О вылуплении цыпленка 205
§ 16. Общий характер третьего периода 207

Часть вторая. Схолии и короллярии к истории развития цыпленка в яйце

Схолий I. О достоверности наблюдений за развитием эмбрионов . 211
Схолий II. Образование особи в отношении к ее окружению 217
Короллярий о спаривании 222

Схолий III. Внутреннее преобразование особи 225
Схолий IV. О схеме, по которой развиваются позвоночные животные 234
§ 1. В зародыше и в образующемся эмбрионе проявляется во всех направлениях та же последовательность дифференцировки 234
§ 2. Двойное симметричное развитие, исходящее из одной оси, превращает у позвоночных слои первичного обособления в трубки 239
§ 3. Дальнейшее развитие из простых трубкообразных форм . . 251
Королларий о строении и развитии конечностей у позвоночных 262
Королларий о последовательном разделении и разработке анатомии 283
Схолий V. Как относятся между собой формы, которые особь принимает на различных ступенях своего развития . . . 286
§ 1. О господствующем представлении, что эмбрион высших животных проходит через постоянные формы более низших животных 286
§ 2. Сомнения и возражения 290
§ 3. О взаимном отношении между различными взрослыми формами 296
§ 4. Применение этого взгляда к истории индивидуального развития 314
Королларии к схолию V:
Первый королларий. Применение этого схолия к учению об остановках в развитии 328
Второй королларий. Приложение данного взгляда к определению органов у различных животных форм 330
Третий королларий. Применение к познанию родственных связей животных 335
Четвертый королларий. Разделение животных согласно их способу развития 341
Схолий VI. Самый общий результат 369
Объяснения к таблицам I—III 371
Таблицы на отдельных листах I, II и III 376

Приложения

Послесловие редактора перевода. 379
О жизни и научной деятельности К. М. Бэра. *Б. Е. Райков* . 383
Примечания к первой части 439
Примечания ко второй части 450
Библиографический список трудов К. М. Бэра по эмбриологии . . 459
Именной указатель 463

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Академии Наук СССР

*

Редактор издательства *Л. П. Пекуровская*
Технический редактор *А. В. Смирнова*
Корректоры *Н. П. Ракова*
и *Л. С. Халиманович*

*

РИСО АН СССР № 3832. Подписано
к печати 30/I 1950 г. М. 00233
Печ. л. $29^1/_4$ + 8 вкл. Уч.-изд. л. 24.08
Тираж 5000. Зак. 1525.
Цена в переплете 21 руб.

1-я типография Издательства АН СССР
Ленинград, В. О., 9 линия, дом 12

К.М.БЭР

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ



